

Archiv
für
Protistenkunde

Begründet von

Fritz Schaudinn

herausgegeben von

Max Hartmann und **Adolf Pascher**
Berlin Prag

47. Band

Mit 128 Abbildungen im Text und 22 Tafeln



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1924

Inhaltsübersicht.

Erstes Heft.

(Ausgegeben am 8. November 1923.)

Zweites Heft.
(Ausgegeben am 20. März 1924.)

Drittes Heft.
(Ausgegeben am 24. April 1924.)

Der Zellbau von *Glaucocystis Nostochinearum* und *Gloeochaete Wittrockiana* und die Chromatophoren-Symbiosetheorie von Mereschkowsky

Von

Lothar Geitler, Wien
(Botanisches Institut, Rennweg 14).

(Hierzu Tafel 1 und 8 Textfiguren.)

Einleitung.

Glaucocystis und *Gloeochaete* waren wiederholt der Gegenstand systematischer Untersuchungen. Wenn man bedenkt, daß diese beiden Formen abwechselnd zu den Schizophyceen, Chlorophyceen und Rhodophyceen, *Glaucocystis* außerdem noch zu den Peridineen gestellt, bzw. von den vorsichtigeren Systematikern als Repräsentanten einer eigenen Familie angesehen wurden, so kann man sich einer gewissen Skepsis gegenüber diesen Einteilungen nicht erwehren. Bereits beim Studium der Literatur fühlt man das Gezwungene und Gewaltsame, mit dem diese Einreihungen vorgenommen wurden; noch viel mehr, wenn man sich dem Objekt selbst gegenüber sieht. Der Grund liegt einerseits in dem zu weitgetriebenen Verlangen, einer Form einen Platz im System zu geben, andererseits darin, daß die Untersuchung des Zellbaues stark vernachlässigt wurde. Viele Systematiker unterzogen sich überhaupt nicht der Mühe einer Nachuntersuchung und verwerteten nur die — zum Teil mangelhaften — Beobachtungen ihrer Vorgänger.

Die vorliegende Arbeit soll nun ein getreues Bild des Zellbaues dieser so problematischen Formen geben. Es wird sich dabei zeigen,

daß eine wichtige Tatsache, die meiner Ansicht nach den Schlüssel zum Verständnis dieser Formen liefert, den früheren Untersuchern entgangen ist. Es wird sich dabei auch herausstellen, wieso alle systematischen Bemühungen ganz unfruchtbar bleiben mußten. — Das eigentlich Interessante an den beiden Algengattungen liegt gar nicht in ihrer systematischen Stellung, sondern darin, daß sie Repräsentanten einer biologischen Gruppe von Organismen sind, die zwar im Tier- und Pflanzenreich — einige wenige — Analogien besitzen, aber in der Form, wie sie *Glaucocystis* und *Gloeochaete* darstellen, als etwas vollkommen Neues zu betrachten sind. Es handelt sich dabei darum, daß die Gebilde, die man bisher als Chromatophoren betrachtet hat und die man im physiologischen Sinn auch weiter so bezeichnen kann, morphologisch genommen selbständige Organismen — Schizophyceen — sind, die in einer farblosen Zelle ihr Leben verbringen.

MERESCHKOWSKY (13) hat seinerzeit die Theorie aufgestellt, daß alle sog. Chromatophoren der höheren wie der niederen Pflanzen ursprünglich selbständige Organismen seien. Für seine Anschauung konnte MERESCHKOWSKY keine zwingenden Beweise beibringen, und so ist sie nichts anderes als eine geistvolle Hypothese geblieben. MERESCHKOWSKY kannte nur die Anfangs- und Endglieder seiner hypothetischen Reihe, d. h. symbiotisch in farblosen Organismen lebende Algen, die keine Ähnlichkeit mit einem typischen Chromatophor besaßen, und typische Chromatophoren, die keine Ähnlichkeit mit freilebenden Lebewesen zeigten. Ein Bindeglied stellen *Glaucocystis* und *Gloeochaete* dar. Es sei hier schon bemerkt, daß dadurch zwar die Möglichkeit der MERESCHKOWSKY'schen Anschauungen sichergestellt wird, daß aber in keiner Weise ein Beweis für die allgemeine Gültigkeit erbracht ist, d. h. es ist noch immer möglich, daß Chromatophoren auch auf andere Art entstanden sind. Eine eingehende Behandlung dieser Probleme folgt am Ende dieser Arbeit. Im folgenden sei zunächst der Zellbau von *Glaucocystis* und *Gloeochaete* geschildert.

Glaucocystis Nostochinearum ITZIGS.

Systematik.

Bisher wurden zwei Arten von *Glaucocystis* unterschieden, nämlich *Glaucocystis Nostochinearum* und *Glaucocystis cingulata* BOHLIN. Sie sollen sich durch das Fehlen bzw. Auftreten einer äquatorialen, ringförmigen Verdickung unterscheiden. — Die Form der Zellen

von *Glaucocystis Nostochinearum* bezeichnen alle Autoren als elliptisch. Was die Größe anlangt, so findet man verschiedene Angaben. Lagerheim (11 b) gibt als Länge 21 μ, Hieronymus (10) 27 μ an. Griffiths (8) stellt eine Länge von 45 μ fest, Chodat (4) sah 40 μ lange Zellen und ich selbst beobachtete ausgewachsene Zellen von 50 μ Länge. — Über den Bau der Membran liegen ebenfalls verschiedene Beobachtungen vor. Die älteren Autoren beschreiben eine vollkommen glatte Membran. Griffiths beobachtete am Äquator der Zelle und zwar an der Außenseite der Membran eine ringförmige Verdickung und an den beiden Polen Verdickungen ähnlich denen von *Oocystis*. Chodat bestätigte die letztere Beobachtung, fand aber am Äquator die Außenseite glatt und an der Innenseite eine ringförmige Hervorragung. Die Membran erschien ihm aus zwei Stücken zusammengesetzt, die am Äquator zusammenstoßen. Die von mir an zwei Standorten gesammelte Form stimmt im Bau der Membran vollkommen mit *Glaucocystis cingulata* überein, d. h. sie besitzt eine ringförmige äquatoriale Verdickung an der Innenseite der Membran. An den Polen finden sich die *Oocystis*-artigen Verdickungen.

Da es wahrscheinlich war, daß den älteren Autoren der feinere Membranbau entgangen war, untersuchte ich die als *Glaucocystis Nostochinearum* bezeichneten Exemplare in den „Algae exsiccatae" von Wittrock, Nordstedt und Lagerheim Nr. 791 und Nr. 1550. Sie stimmten mit den von mir gesammelten Formen vollkommen überein. Die polaren und äquatorialen Verdickungen sind an vielen Individuen nur schwach entwickelt, an manchen überhaupt unmittelbar nicht sichtbar. Bei ihnen können sie durch Behandlung mit Jod und Quellung in H_2SO_4 sichtbar gemacht werden.

Die Systematik von *Glaucocystis* muß sich demnach folgenderweise gestalten. *Glaucocystis cingulata* ist als eigene Art aufzulassen; sie kann als Varietät unterschieden werden, wenn man der verschiedenen Größe und der kugeligen Gestalt der Zelle soweit Rechnung tragen will. Für *Glaucocystis Nostochinearum* ist eine neue Diagnose zu geben, was weiter unten geschehen wird. Die von Griffiths (8) untersuchte Form stellt nur eine geringfügige Variante der typischen Form dar, da die Ausbildung einer extramembranösen Verdickung auch bei meinen Exemplaren angedeutet erscheint (siehe Textfig. 2). Chodat's (4) *Glaucocystis* muß als Varietät angesehen werden, wenn sich der beschriebene Membranbau nicht als Beobachtungsfehler herausstellt. — Die bisher als Varietäten von *Glaucocystis Nostochinearum* bezeichneten Formen sind — mit einer Ausnahme — fallen zu lassen. Die f. *immanis* Schmidle weicht

durch ihre Größe (bis 84 μ) und die zu Sternen angeordneten parietalen Chromatophoren ab und ist demnach aufrechtzuerhalten. Dagegen handelt es sich bei der var. *minor* HANSG. wohl nur um ein Entwicklungsstadium der typischen Form. Var. *incrassata* LEMM. ist mit der typischen Art zu vereinigen, da auch diese die angeblich für die Varietät charakteristischen polaren Verdickungen besitzt. Var. *Moebii* GUTW. soll sich durch abgestutzte Zellenden auszeichnen. Eine Eindrückung des elliptischen Umrisses an den Polen kann man jedoch auch bei der typischen Form beobachten. — *Glaucocystis* ist demnach nur durch eine einzige Art, die sich innerhalb geringer Grenzen verändert, vertreten.

Die bisherigen Kenntnisse über den inneren Bau und die Ansichten über die Stellung im System.

Durch die Untersuchungen von LAGERHEIM (11 b) und HIERONYMUS (10) wurde das Vorhandensein von wohldifferenzierten Chromatophoren von annähernd stabförmiger Gestalt festgestellt. Während LAGERHEIM den Zellkern noch nicht auffinden konnte, gelang es HIERONYMUS ihn eindeutig nachzuweisen und seinen Bau richtig zu sehen. Als Vermehrungsart beobachtete er Bildung von 4—8 Tochterzellen innerhalb einer Mutterzelle, welche Beobachtung von allen späteren Autoren bestätigt wurde. HIERONYMUS schließt *Glaucocystis* folgerichtig von den Schizophyceen aus und stellt sie in die eigene Familie der Glaucocystideae. Trotzdem betrachtet sie HANSGIRG (9) — wohl in erster Linie wegen der blaugrünen Chromatophoren — wieder als eine Blaualge. Dieser Irrtum wurde bis in die neueste Zeit fortgeschleppt. So wird *Glaucocystis* als — allerdings zweifelhafte — Cyanophycee von TILDEN (15) angeführt; von dem Vorhandensein eines Kernes wird nichts erwähnt. In ganz unzutreffender Weise heißt es: „cell contents at first blue in color", usw. SCHMITZ (14) führt *Glaucocystis* im Anhang zu den Bangiaceen an, hält ihre Stellung aber unter den Chlorophyceen für richtiger. WEST (16) stellt sie wieder zu den Schizophyceen. FORTI (7) führt sie in der eigenen Familie der Glaucophyceae an. In der Gattungsdiagnose findet sich wieder die falsche Angabe: „contentu initio coeruleo, deinde" usw. BRUNNTHALER (3) hält *Glaucocystis* für eine Oocystacee. — Im wesentlichen gehen alle diese Einordnungen auf die alten Angaben von HIERONYMUS zurück. Erst in neuerer Zeit haben zwei Autoren, GRIFFITHS (8) und CHODAT (4) eine Neuuntersuchung vorgenommen. GRIFFITHS will beobachtet haben, daß der in älteren Stadien vorhandene Zellkern sich während der Ontogenese

aus einzelnen in der Zelle zerstreuten Chromatinteilchen bildet. In der Jugend besitzt die Zelle einen „offenen“ Zellkern, d. h. in der Zelle verstreutes „Metachromatin“. Dieses ballt sich mehr und mehr zusammen und bildet schließlich den typischen Zellkern. Wegen des Besitzes eines offenen Zellkernes zählt der Verf. *Glaucocystis* zu den Blaualgen, mit der Einschränkung, daß sie einer besonderen Gruppe angehöre, da sie durch das zeitweilige Vorhandensein eines typischen Kernes, durch die Vermehrung mittels Autosporen, durch den Besitz von Chromatophoren und von Zellulose von anderen Blaualgen abweiche. Es ist natürlich schwer, aus der Entfernung falsche Beobachtungen als solche zu kennzeichnen. Trotzdem will ich versuchen zu zeigen, wie der Autor dazu gekommen sein kann, den immer vorhandenen Kern zu übersehen. Die Chromatophoren von *Glaucocystis* besitzen die Eigenschaft, sich mit Kernfärbemitteln sehr stark zu färben; diese Eigentümlichkeit hängt mit einer später zu erörternden Erscheinung zusammen. Oft färben sich die Chromatophoren weit intensiver als der Kern. So kann es kommen, daß der Kern inmitten des gefärbten Zellinhaltes vollkommen ungefärbt erscheint (bei Anwendung der Safranin-Lichtgrün-Färbung kann man leicht die Chromatophoren rot und den Kern grün färben). Auf diese Art erklärt sich die Fig. 1 der Taf. XIX des genannten Autors, in der man den Kern deutlich als weißen Kreis sieht. Die Gestalt der Chromatophoren erscheint freilich nicht gut wiedergegeben, auch wenn man berücksichtigt, daß die meist langen Chromatophoren oft in kurze Stücke zerfallen. Die folgenden Figuren erklären sich wohl auch auf Grund schlecht gefärbter und falsch interpretierter Präparate.

Die Arbeit von Chodat (4) enthält keine derartig falschen Beobachtungen wie die eben besprochene, wirkt aber erstaunlich durch den kühnen Schluß vom Zellbau auf die Zugehörigkeit von *Glaucocystis* zu den Peridineen. Als neue Beobachtung muß die Feststellung eines chromatophorenfreien, seitlich gelegenen „hellen Flecks“ im Plasma gelten, der der Zelle eine Asymmetrie verleiht. Die Gründe, die Chodat zu seiner Einreihung unter die Peridinieen veranlassen (er denkt dabei vor allem an die Phytodiniaceae), sind: die Asymmetrie der Zelle, die Größe des Kernes und die stabförmige Gestalt der Chromatophoren. Dazu kommen Tatsachen, die nicht dagegen sprechen, wie die blaue Farbe der Chromatophoren und das Vorhandensein von Zellulose. Jedermann wird das Gewaltsame dieser Art von Systematik fühlen; sie mutet einen an wie die Tat der Verzweiflung des Systematikers, der seine Form, die schon alle er-

denklichen Plätze im System eingenommen hat, um jeden Preis irgendwo unterbringen will. — Die Asymmetrie einer Zelle ist gewiß kein Grund, sie als Peridiniee zu betrachten. Die Größe des Kernes kann ebensowenig als ernstes Argument in Betracht kommen; zudem zeigt der Kern nicht den Typus der unter den Peridinieen so weit verbreiteten massigen Kerne. Die Stabform der Chromatophoren von *Glaucocystis* ist eine ganz andere als die von den Peridinieen her bekannte.

So muß man sich auch nach der Lektüre der neuesten Arbeiten sagen, daß alle Bemühungen um die Phylogenie von *Glaucocystis* zu keinem positiven Ergebnis geführt haben.

Eigene Untersuchungen.

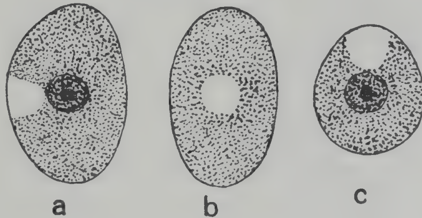
A. Methodisches.

Das Material für meine Untersuchungen stammt aus dem Hochmoor von Kainisch bei Aussee (Steiermark) und aus dem Hochmoor von Mitterbach (Nieder-Österreich). Die Exemplare vom natürlichen Standort sind meist mit Reservestoffen vollgestopft, so daß die morphologischen Verhältnisse wenig klar sind. Ich benützte daher Kulturen, in denen die Alge gut wuchs, ohne daß abnorme Bildungen auftraten, was durch Vergleich mit Freilandexemplaren festgestellt wurde. *Glaucocystis* wächst sowohl untergetaucht in BENECKE'scher Nährlösung wie auf Agarplatten mit der gleichen Nährlösung. Es erwies sich als vorteilhaft die Nährlösung auf die Hälfte zu verdünnen. Auf Agarkulturen geht *Glaucocystis* nach anfänglich starkem Wachstum nach einigen Wochen zugrunde, wogegen auch Überimpfen nichts hilft. Dagegen läßt sie sich in einer hinreichend großen Menge Nährlösung, die von Zeit zu Zeit erneuert werden muß, über ein Jahr lang ziehen. Zu hohe Temperaturen und zu starke Beleuchtung sind zu vermeiden. Da die Alge sich nur sehr langsam vermehrt, mußte ich mich darauf beschränken, die relativ wenigen Zellen, die verstreut in der Algenmasse, mit der sie vergesellschaftet vorkommt, liegen, zu untersuchen. Untersucht wurde vor allem lebendes Material; außerdem wurden Mikrotomschnitte durch das gesamte Algenmagma verfertigt. Als gutes Fixierungsmittel erwies sich Sublimat-Alkohol. Auf die Färbungen wird in den einzelnen Fällen weiter unten eingegangen werden.

B. Beschreibung von *Glaucocystis nostochinearum*.

Die an den beiden angegebenen Standorten gesammelten Individuen stimmten im Bau vollkommen überein und verhielten sich

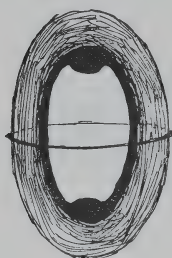
auch in der Kultur gleich. Die ausgewachsenen aber noch einkernigen Zellen sind bis 30 μ breit und 50 μ lang. Jüngere Zellen stimmen mit den von Hieronymus (10) angegebenen Maßen überein. Die Gestalt erscheint auf den ersten Blick elliptisch, beim Vergleich von mehreren Individuen überzeugt man sich aber, daß die Zellen nur in der einen Längsrichtung gesehen einen elliptischen Umriß haben. Es lassen sich drei Ansichten unterscheiden: zwei Profilansichten (Textfig. 1 a, c), die asymmetrisch sind, und eine Draufsicht, die symmetrisch ist (Fig. 1 b). Gemäß der länglichen Gestalt der Zelle kann man von einer Längs- (Fig. 1 a) und einer Querprofilansicht (Fig. 1 c) sprechen. Die Profilansichten sind dann gegeben, wenn der oben erwähnte „helle Fleck" auf einer Seite liegt; blickt man in der Richtung der kürzeren Achse der Zelle, so liegt die Längsprofilansicht vor, blickt man in der Richtung der längeren Achse, die Querprofilansicht. Die Querprofilansicht bekommt man nur selten zu sehen, da sich die Zellen nur selten mit der langen Achse senkrecht zur Objektträgerebene einstellen. Fast immer liegen die Zellen in der Längsprofilansicht oder in der Draufsicht, bzw. in Zwischenstellungen. Am Grunde des hellen Flecks liegt der Kern, ungefähr in der Mitte der Zelle. In den Profilansichten wird er von Chromatophoren überlagert und ist daher im Leben nicht deutlich sichtbar; in der Draufsicht ist er gut erkennbar, da man dann durch die chromatophorenfreie Stelle unmittelbar auf ihn draufsieht. — Die Chromatophoren, die zu einer einfachen oder doppelten Sternfigur gruppiert sind, zeigen stabförmige Gestalt. — Die Membran besitzt wie die von *Oocystis* an den Polen je eine Verdickung, außerdem am Äquator eine nach innen vorspringende Ringleiste. Die Verdickungen können verschieden stark entwickelt sein; zuweilen sind sie nur angedeutet oder überhaupt nicht unmittelbar sichtbar und sind dann nur mikrochemisch nachweisbar. Die Außenseite der Membran ist vollkommen glatt. — Die Vermehrung erfolgt durch Teilungen innerhalb der Mutterzelle, deren Ergebnis 2,4 oder 8 Tochterzellen sind; sie können subitan oder simultan entstehen (vgl. Griffiths (8)). Von Inhaltsstoffen kommen Stärkekörner und fettartige Tropfen vor (vgl. Chodat (4.)).



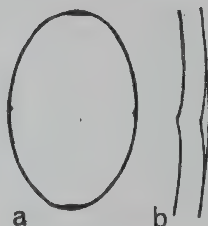
Textfig. 1.
Glaucocystis Nostochinearum; schematisch. a Längsprofilansicht, b Draufsicht, c Querprofilansicht. Vergr. 600 : 1.

C. Membran, Plasma und Kern.

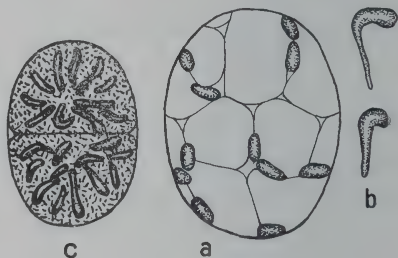
Die Membran, über deren äußere Gestalt bereits oben das Nötige gesagt wurde, enthält Zellulose, scheint aber auch Pektin eingelagert zu haben, worauf die Violettfärbung mit Methylenblau und die Orangefärbung mit Safranin deuten. Bei Behandlung mit Jod und H_2SO_4 läßt sich eine innere intensiv blau gefärbte und wenig quellende und eine äußere weniger gefärbte und stark quellende Schicht unterscheiden (Textfig. 2). An der inneren Schicht markieren sich deutlich die polaren Verdickungen, während der äquatoriale innere Ring nicht oder nur wenig sichtbar ist. Dagegen



Textfig. 2.



Textfig. 3.



Textfig. 4.

Textfig. 2. *Glaucocystis Nostochinearum*; Zellmembran, mit Jod und H_2SO_4 behandelt. Vergr. 600 : 1.

Textfig. 3. *Glaucocystis Nostochinearum*; a leere Membran mit schwach ausgebildeter äquatorialer Verdickung, b die äquatoriale Verdickung stark vergrößert im optischen Durchschnitt (rechts außen, links innen), c eine Zelle aus einer alten Kultur, von Stärke erfüllt, mit stark entwickelter äquatorialer Verdickung, bei hoher Einstellung. Vergr. a, c 600 : 1, b 3000 : 1.

Textfig. 4. *Glaucocystis Nostochinearum*; a Zelle mit stark vakuolisiertem Plasma, bei hoher Einstellung, b einzelne Chromatophoren. Vergr. 600 : 1.

tritt in der Außenschicht ein durch seine dunklere Farbe auffallender Ring hervor, der im Leben nicht sichtbar ist. Bei der von GRIFFITHS (8) untersuchten Form war dieser Ring offenbar so stark entwickelt, daß er bereits ohne Vorbehandlung auffiel. — Im Leben erscheint die Membran vollkommen einheitlich, bis auf die Stelle, wo am Äquator die ringförmige Leiste vorspringt. Dort scheint die Membran aus zwei Schichten zusammengesetzt, deren innere etwas abgehoben ist (Textfig. 3).

Das Protoplasma bietet nichts Besonderes. In lebhaft wachsenden Zellen erfüllt es gleichmäßig den ganzen Zellkörper und besitzt höchstens einige kleine Vakuolen (Taf. 1 Fig. 8). Manchmal (es handelt sich wohl um pathologische Bildungen) ist fast die ganze Zelle von Zellsaft erfüllt, der von wenigen Plasmalamellen durch-

zogen wird, in denen die Chromatophoren — immer in sehr geringer Anzahl — aufgehängt sind (Textfig. 4).

Der Kern erscheint im Leben als große, schwach lichtbrechende Kugel oder als Ellipsoid; in seinem Zentrum fällt ein kugeliger Körper, wohl ein Nucleolus, durch etwas stärkere Lichtbrechung auf (Taf. 1 Fig. 8). An gefärbten Präparaten bietet der Kern das Bild eines typischen Metaphytenkernes: das Chromatin ist gleichmäßig verteilt, in der Mitte erscheint der Nucleolus als scharf abgegrenzter Körper (Taf. 1 Fig. 6).

D. Die Chromatophoren.

Die Chromatophoren liefern meiner Ansicht nach den Schlüssel zum Verständnis von *Glaucocystis*, wie auch der anderen in dieser Arbeit behandelten Form. Deshalb soll auf ihren Bau näher eingegangen werden. Der einzelne Chromatophor ist ein längliches Gebilde mit kreisförmigem Querschnitt. Das im Innern der Zelle liegende Ende ist schmäler, nach außen verbreitert sich der Chromatophor allmählich. Das breitere Ende ist oft kopfartig angeschwollen (Taf. 1 Fig. 9a u. c), manchmal kann man noch eine zweite Anschwellung in der Mitte beobachten (Taf. 1 Fig. 9a). Vielleicht handelt es sich dabei um Teilungsstadien. Das Kopfende ist umgebogen und liegt der Membran an (Taf. 1 Fig. 6 u. Textfig. 4b). Bei flüchtiger Beobachtung scheinen die Chromatophoren parietal zu liegen, da man nur die umgebogenen Kopfenden sieht (Taf. 1 Fig. 7 u. 8 und Textfig. 4a). Bei genauerer Betrachtung sieht man, daß sich jeder Chromatophor in das Zellinnere fortsetzt.

Da die Gestalt der Chromatophoren innerhalb der Zelle oft schwer zu beobachten ist, ist es gut, die Zellen durch einen kurzen, nicht zu starken Druck auf das Deckglas zum Platzen zu bringen. Die Chromatophoren treten dann teilweise aus der Zelle aus. An solchen isolierten Chromatophoren ist besonders der Basalteil, den man an unversehrten Zellen nur selten zu Gesicht bekommt, deutlich sichtbar. Man bemerkt dann, daß der verjüngte Teil eines jeden Chromatophors in eine stark lichtbrechende, farblose Kugel ausgeht (Taf. 1 Fig. 9), die aber dem Chromatophor nur aufsitzt, wie man sich durch Druck auf das Deckglas überzeugt, wobei sich die Kugeln ablösen. Über die Natur und chemische Beschaffenheit dieser Körper bin ich mir nicht klar geworden.[1])

[1]) Sie scheinen konstant vorzukommen. Ihre Größe bleibt sich bei gut wie bei schlecht ernährten Individuen gleich. Nach einwöchiger Verdunklung sind sie erhalten. Sie geben keine Stärke- und keine Fettreaktion. In Millon bleiben sie

Der eigentliche Körper des Chromatophors läßt eine Differenzierung in zwei Teile erkennen: in einen zentralen ungefärbten und einen peripheren gefärbten (Taf. 1 Fig. 9 a). Im optischen Querschnitt ist ein kreisförmiger ungefärbter Teil zu erkennen, der von einem blaugrün gefärbten Ring umgeben ist. Daß der Farbstoff im Chromatophor nicht gleichmäßig verteilt ist, kann man oft schon an intakten Zellen beobachten, immer aber an isolierten Chromatophoren. Der zentrale Teil erscheint nicht vollkommen farblos, da er ja von gefärbten Partien unter- und überlagert wird. Das Bild ist so ziemlich das gleiche, das kleine Blaualgen bieten.

Bei Lebendfärbung mit Methylenblau färbt sich der zentrale Teil intensiv blau, der periphere bleibt ungefärbt. Die Färbung wird beschleunigt und verstärkt, wenn man BAUMGÄRTEL's (1) saures Methylenblau (Methylenblau in 0,5 proz. HCl) verwendet und 0,5 proz. KOH zusetzt. Wäscht man mit Wasser aus und fügt stark verdünnte HCl hinzu (0,2—0,5 proz.), so differenzieren sich im zentralen Teil einzelne Körnchen heraus, die den Farbstoff unvermindert zurückhalten, gegenüber der Grundmasse, die den Farbstoff verliert, anfänglich noch hellblau gefärbt ist, später aber ganz farblos wird (Taf. 1 Fig. 9 c). Bei HCl-Zusatz von höherer Konzentration entfärbt sich der gesamte zentrale Teil. Behandelt man mit Alkohol fixierte Chromatophoren mit BAUMGÄRTEL's saurem Blaurot (Methylenblau + Säurefuchsin in 1 proz. Essigsäure), so erhält man Bilder, wie eines Fig. 9 b der Taf. 1 darstellt: der zentrale Teil erscheint blau, der periphere rot gefärbt. An Mikrotomschnitten färbt HEIDENHAIN's Hämatoxylin den zentralen Teil schwarz, der periphere bleibt bei guter Differenzierung mit Eisenalaun nahezu farblos (Taf. 1 Fig. 6). Mit Safranin-Lichtgrün färbt sich der zentrale Teil rot, der periphere grün.

Jedem, der sich mit Blaualgencytologie beschäftigt hat, wird sofort die Übereinstimmung zwischen diesen und den Chromatophoren von *Glaucocystis* auffallen. Würde man die Chromatophoren einzeln, nicht im Innern der Zellen von *Glaucocystis* finden, so würden sie sicherlich als Blaualgen angesprochen werden. Das Aussehen im lebenden Zustand allein mit dem peripheren gefärbten Teil und

---

farblos und ungelöst, ebenso in Jodjodkalium und Chlorzinkjod. In konz. HCl und Essigsäure bleiben sie unverändert. In 30 proz. KOH werden sie schwächer lichtbrechend. Sie geben die Volutinreaktion mit Methylenblau und H_2SO_4 nicht. Gegenüber den gebräuchlichen Farbstoffen (Hämatoxylin, Safranin, Methylenblau, Eosin, Fuchsin) verhalten sie sich ablehnend. Zur Stärke- und Fettbildung der Zelle scheinen sie in keiner Beziehung zu stehen.

dem farblosen Zentralkörper stimmt mit dem Aussehen einer einzelligen stabförmigen Schizophycee (man denke z. B. an *Synechococcus elongatus*) im wesentlichen vollkommen überein.

Chromatophoren, die eine derartige Differenzierung wie die von *Glaucocystis* erkennen lassen, sind im ganzen Pflanzenreich nicht bekannt. Dagegen besteht nicht nur eine Ähnlichkeit, sondern nahezu vollkommene Identität mit freilebenden Blaualgen. Durch die Behandlung mit Methylenblau, KOH- und HCl-Differenzierung färbt man bei den Blaualgen die Epiplasten (Zentralkörner). Analog erscheinen in den Chromatophoren von *Glaucocystis* die kleinen Körner, von denen oben die Rede war. Sie liegen im Zentralkörper, der sich durch Lebendfärbung mit Methylenblau oder den anderen bekannten Färbemitteln in den Chromatophoren wie in den Blaualgen in gleicher Weise darstellen läßt. Der feinere Bau läßt sich wegen der Kleinheit des Objektes nicht feststellen.

Den exakten Nachweis zu erbringen, daß die Chromatophoren von *Glaucocystis* Blaualgen sind, ist naturgemäß sehr schwer. Eine Möglichkeit wäre die, die Chromatophoren außerhalb der Zelle zu kultivieren. Ein positives Ergebnis würde das Problem eindeutig lösen, nicht so aber ein negatives. Denn es ist nicht nur denkbar, sondern sogar sehr wahrscheinlich, daß die Blaualgen, die sich an eine so extreme Lebensweise im Innern einer anderen Zelle gewöhnt haben, die Fähigkeit, selbständig zu leben, verloren haben. Bei Versuchen, die Chromatophoren in Nährlösung in einer feuchten Kammer zu ziehen, zeigt es sich, daß sie über 24 Stunden vollkommen lebensfrisch bleiben.[1]) Es ist dies immerhin bemerkenswert, wenn man bedenkt, daß ansonsten Chromatophoren außerhalb der Zelle sehr schnell, oft in wenigen Minuten, zerstört werden. Am zweiten Tage gehen die Chromatophoren ein, ohne sich geteilt zu haben. Die lange Lebensdauer der isolierten Chromatophoren läßt es wahrscheinlich erscheinen, daß sie eine Membran besitzen. Mit den stärksten Vergrößerungen erscheinen sie von einem feinen, hellen Saum umgeben zu sein; ob es sich dabei aber nicht vielleicht nur um einen optischen Effekt handelt, kann ich nicht entscheiden, Durch Abheben des Protoplasten mittels Plasmolytica die Membran nachzuweisen gelingt ebenso schwer wie bei Schizophyceen, da Plasmolyse nicht zu erzielen ist.

Eine weitere Möglichkeit wäre, mikrochemisch den Nachweis zu führen, daß in beiden Fällen die gleichen Stoffe am Aufbau be-

[1]) Der Zeitpunkt des Absterbens läßt sich an dem Austreten des blauen Farbstoffes feststellen.

teiligt sind. Da die Mikrochemie sowohl der Chromatophoren wie der Blaualgen noch sehr im argen liegt, ist dies ein wenig aussichtsreiches Unternehmen. Dazu kommt, daß im großen und ganzen bei beiden die gleichen Stoffe vorhanden sind. Die Chromatophoren bestehen im wesentlichen aus verdaulichen Proteinen; daneben findet sich ein unverdaulicher Rückstand, der als Plastin bezeichnet wird. Nach Baumgärtel (1) kann es sich bei diesem Plastin auch um ein Glykoproteid im weiteren Sinn handeln, d. h. um ein Proteid mit Kohlehydratpaarling. — Das periphere gefärbte Plasma der Blaualgen läßt sich mikrochemisch von einem Chromatophor nicht unterscheiden. Das zentrale Plasma besteht hauptsächlich aus Glykoproteiden.

Es bleibt somit nichts anderes übrig, als sich mit dem morphologisch und färberisch gleichen Verhalten der Chromatophoren von *Glaucocystis* und der Blaualgen zu begnügen. Diese Betrachtungsweise ist nicht so oberflächlich, wie sie scheinen mag; denn die Chromatophoren irgendeiner Alge besitzen ja gar keine Ähnlichkeit mit einer Schizophycee, und wenn eine solche dennoch auftritt, so wird man ihr auch Gewicht beilegen müssen.

Bei den Blaualgen ist eine Kategorie von Körpern vorhanden, die den Chromatophoren von *Glaucocystis* fehlt. Es sind dies die Ectoplasten (Cyanophycinkörnchen), die sich mit sauren Anilinfarben färben und aus Proteinen zu bestehen scheinen. Es ist bekannt, daß diese Körper kein integrierender Bestandteil der Blaualgenzelle sind.

Mit Absicht habe ich die blaugrüne Färbung der Chromatophoren nicht als Argument für die Blaualgennatur dieser Gebilde geltend gemacht, da sie an sich nichts beweisen würde. Nach den obigen Ausführungen ergibt sie sich als Selbstverständlichkeit.

Was die unregelmäßige Gestalt der Chromatophoren anlangt, so ist sie wohl ein schwaches Gegenargument. Ist es doch bekannt, daß Blaualgen unter abnormen Verhältnissen monströse Formen (Involutionsformen) bilden können.

Nicht unerwähnt soll eine Beobachtung von Hieronymus (10), die hierher zu gehören scheint, bleiben. Nach ihm ist der einzelne Chromatophor aus mehreren Stücken zusammengesetzt, die bald mehr kugelig, bald mehr geldstückartig sind, so daß der Chromatophor das Aussehen eines *Nostoc*- oder eines *Oscillatoria*-Fadens besitzt. Diese Struktur konnte ich nie feststellen; es ist wahrscheinlich, daß es sich um einen Beobachtungsfehler handelt, zumal sie Hieronymus deutlich nur an fixiertem Material beobachten konnte.

Derselbe Autor hat bekanntlich ähnliche perlschnurartige Fäden im Chromato- und Centroplasma der Blaualgen gesehen, ohne daß eine Spur davon vorhanden wäre. Möglich ist es immerhin, daß seine Beobachtung für seine Form richtig ist, und sie würde dann ein interessantes Licht auf unser Problem werfen. — Außerdem beobachtete HIERONYMUS in den einzelnen Gliedern der Chromatophoren eine Differenzierung in einen stärker lichtbrechenden zentralen und einen peripheren Teil. Diese Beobachtung beruht wohl auf den oben von mir mitgeteilten Verhältnissen.

Gloeochaete Wittrockiana LAGERH.

Systematik.

Bisher führte man meist zwei Arten an, nämlich *Gloeochaete Wittrockiana* und *Gloeochaete bicornis* KIRCHN. Sie sollen sich durch den Besitz eines bzw. zweier Gallerthaare voneinander unterscheiden. Diese beiden Arten sind jedoch zu einer zu vereinigen da die verschiedene Zahl der Haare lediglich mit dem Alter der Zelle und vielleicht mit einigen noch unbekannten Außenbedingungen zusammenhängt. Die Zellen der von mir untersuchten Form besaßen bald ein Haar, bald zwei Haare. Sehr selten kamen vier Haare vor (vgl. DANGEARD (6)), die wohl durch nachträgliche Gabelung eines Haares entstanden. Die wechselnde Zahl der Haare erklärt sich daraus, daß bei der Teilung jede Tochterzelle ein Haar der Mutterzelle mitbekommt, während das zweite neu gebildet wird (WILLE (18) und LAGERHEIM (11 c)). Junge Zellen, die das zweite Haar noch nicht gebildet haben, können leicht als eigene Form betrachtet werden. Da die Haare meistens schwer sichtbar sind und häufig bei der Präparation abreißen, so dürfte die Aufstellung von *Gloeochaete bicornis* auf einem Irrtum beruhen. Bereits WILLE (18) zieht beide Arten zu *Gloeochaete Wittrockiana* zusammen, welchem Beispiel ich folge.

Die bisherigen Kenntnisse über den inneren Bau und die Ansichten über die Stellung im System.

Was die Angaben über den Zellbau und die daraus gezogenen Schlüsse in phylogenetischer Hinsicht anlangt, so herrschen hier ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Glaucocystis*. In der ursprünglichen Beschreibung von LAGERHEIM (11 a) findet sich eine Reihe von Fehlern. Die Chromatophoren wurden nicht gesehen und die Alge wegen ihrer blaugrünen Farbe zu den Schizophyceen gestellt.

Später (11c) entwirft LAGERHEIM ein richtigeres Bild des Zellinhaltes, zum Teil auf Grund der Untersuchungen von DANGEARD (6). Er beobachtete Chromatophoren, Kern und Stärke. HANSGIRG (9) fällt in den alten Fehler zurück und spricht von einem „spangrünen Inhalt mit Pyrenoid". Das „Pyrenoid" ist der verkannte Zellkern. Diese irrtümliche Angabe findet sich auch in der Diagnose bei FORTI (7) wieder. WILLE (18) spricht von einem „glockenförmigen" Chromatophor. Es handelt sich dabei um einen Beobachtungsfehler, zu dem man bei der Betrachtung von Individuen natürlicher Standorte leicht verleitet wird. Da sich an der Stelle, wo die Gallerthaare inseriert sind, ein chromatophorenfreier „heller Fleck", den schon LAGERHEIM (11a) beschrieb, befindet, erscheint die Summe der das übrige der Zelle erfüllenden Chromatophoren als einheitliches, glockenförmiges Gebilde. WILLE stellt *Gloeochaete* zu den Chlorophyceen und vereinigt sie mit *Chaetopeltis*, *Dicranochaete* u. a. zu der Familie der Chaetopeltidaceen. HIERONYMUS (10), der die Alge nicht selbst untersucht hat, reiht sie wegen ihrer Ähnlichkeit mit *Glaucocystis* in seine Familie der Glaucocystideen ein. SCHMITZ (14) führt sie anhangsweise bei den Bangiaceen mit derselben Einschränkung wie für *Glaucocystis* an.

Die Vermehrung erfolgt durch einfache Zweiteilung. DANGEARD (6) gibt Zoosporenbildung an, woran man aber wohl noch zweifeln wird.

Eigene Untersuchungen.

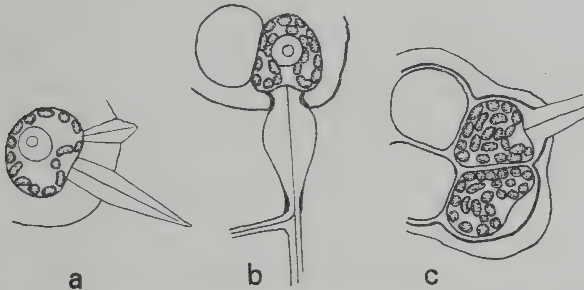
A. Methodisches.

Gloeochaete Wittrockiana findet sich nicht selten in stehenden Gewässern. So lebt sie z. B. mit *Glaucocystis* zusammen im Moor von Kainisch bei Aussee (Steiermark). Sie kommt auch in kalkhaltigen Wässern vor, wie in dem Bassin des Reservegartens des botanischen Instituts der Wiener Universität. Die Freilandexemplare lassen nur schwer Details des Zellinhaltes erkennen. Die blaugrüne Farbe ist oft kaum wahrnehmbar, und dies ist wohl auch der Grund, daß *Gloeochaete* oft übersehen wird. Die Kolonien sind an abgefallenen Blättern oder größeren Algen festgewachsen, lösen sich aber bei der Präparation leicht ab. Für eine Untersuchung des Zellbaues sind Kulturen unbedingt notwendig. Es gelten dabei dieselben Vorschriften wie für *Glaucocystis*. In verdünnter BENECKE-Nährlösung gedeiht die Alge monatelang.

B. Gestalt der Zelle, Gallerte, Membran, Plasma und Kern.

Die Form der Zelle ist eine deutlich asymmetrische. Wie bei *Glaucocystis* lassen sich zwei Profilansichten und eine Draufsicht unterscheiden. Die Bipolarität der Zelle ist bei *Gloeochaete* dadurch besonders deutlich, daß sie mit dem einen Pol festgewachsen ist und am anderen Schleimhaare entspringen. An ihrer Basis befindet sich der schon erwähnte chromatophorenfreie Fleck. Die Seite der Zelle, an der er liegt, ist nicht wie bei *Glaucocystis* ausgebaucht, sondern eingedrückt (Taf. 1 Fig. 5). In der Längsprofilansicht sieht man die beiden Haare nebeneinander, in der Querprofilansicht decken sie sich.

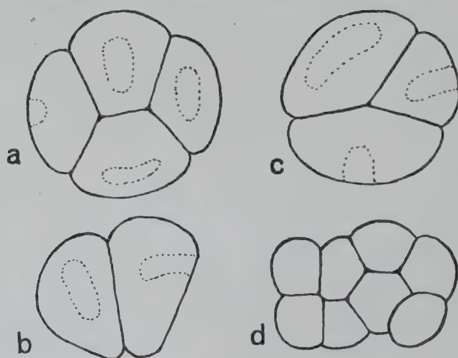
Die zwei-, vier- oder achtzelligen Kolonien sind in verschieden mächtiger Gallerte eingebettet. An Freilandexemplaren oder untergetaucht in Nährlösung gezogenen Exemplaren ist die Gallerte stark entwickelt (Taf. 1 Fig. 4, Textfig. 5). Die Zellen liegen mehr oder weniger isoliert und sind abgerundet. Auf Agarplatten wird fast keine Gallerte ausgeschieden und die Kolonien besitzen Formen, wie sie in Textfig. 6 dargestellt sind.



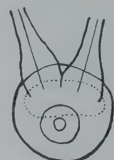
Textfig. 5. *Gloeochaete Wittrockiana*; a junge Zelle (Längsprofilansicht), b ältere Zelle mit verzweigtem Haar (Querprofilansicht), c alte Zellen; a und b im optischen Durchschnitt, c bei hoher Einstellung. Vergr. 600 : 1.

Die als Gallerthaare oder Borsten bezeichneten Gebilde entspringen nebeneinander an der dem angewachsenen Pol gegenüberliegenden Seite. Sie sind ihrem Wesen nach Bildungen des Plasmas und stimmen im Bau mit den Pseudocilien von *Apiocystis Brauniana* überein (vgl. Correns (5)). Sie enthalten einen Plasmafaden, der im Zellplasma entspringt und sich bis in die Spitze des Haares erstreckt. Mit stärkeren Vergrößerungen ist dieser Faden bereits am lebenden Objekt sichtbar. An alten Zellen ist er meist degeneriert und in einzelne Stücke aufgelöst, wie das auch Correns für *Apio-*

cystis beschreibt. Umgeben wird er von farbloser Gallerte, die an Mächtigkeit gegen die Spitze des Haares zu abnimmt. An der Basis kann eine Anschwellung auftreten (Taf. 1 Fig. 5, Textfig. 6b, 7). Innerhalb der die Zellen umgebenden gemeinsamen Gallerte besitzt das Haar eine deutlich begrenzte eigene Gallertscheide, welche in eine die Zelle neben der eigentlichen Zellmembran umgebenden Hülle übergeht. Diese Hülle ist an älteren Zellen abstehend und



Textfig. 6.



Textfig. 7.

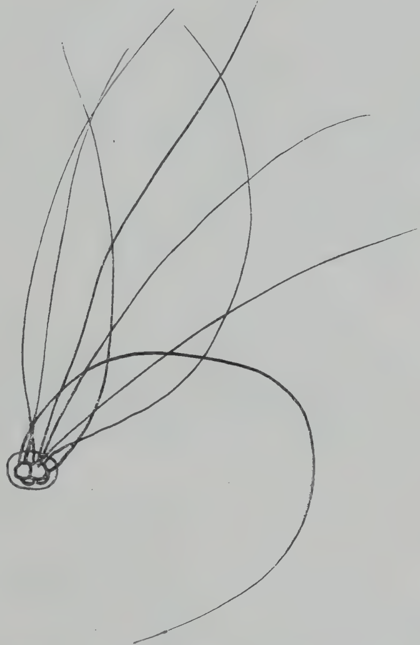
Textfig. 6. *Gloeochaete Wittrockiana*; verschiedene Wuchsformen auf Agar. Die Grenze des „hellen Flecks" als punktierte Linie angedeutet. Vergr. 600 : 1.
Textfig. 7. *Gloeochaete Wittrockiana*; schematisch, schief von oben gesehen (beinahe in Längsprofilansicht). Die Grenze des „hellen Flecks" als punktierte Linie angedeutet. Vergr. 800 : 1.

ist dann gut erkennbar (Textfig. 5c), an jungen liegt sie der Zellmembran so eng an, daß das Haar von dieser aus seinen Ursprung zu nehmen scheint (Taf. 1 Fig. 5, Textfig. 5a, b). Textfig. 5a zeigt eine junge Zelle, deren Haare in Bildung begriffen sind. Die Gallertscheide verbreitert sich hier bis zur Grenze der die Zellen umgebenden gemeinsamen Gallerte und nimmt dann gleichmäßig gegen die Spitze zu ab. In Fig. 5b ist ein verzweigtes Haar dargestellt; unterhalb der Verzweigung und an der Basis erscheint die Außenschichte der Gallertscheide stärker lichtbrechend. Die dazwischen befindliche blasige Anschwellung scheint sich erst später gebildet und die Verzweigung in die Höhe gehoben zu haben. Unterbleibt dieses In-die-Höhe-Heben, so entstehen Zellen mit drei, bzw. wenn das zweite Haar ebenfalls gegabelt ist, mit vier Haaren. — Sehr verschieden ist die Länge der Haare: einen extremen Fall stellt Textfig. 8 dar.

Der Bau der Haare ist trotz dem verschiedenen Aussehen im Prinzip immer der gleiche: ein zentraler Plasmafaden, der vom

Protoplasten der Zelle seinen Ursprung nimmt, ist von einer verschieden dicken Gallerthülle umgeben.

Über die Funktion dieser Haare, die unter den Algen übrigens nicht isoliert dastehen (auf *Apiocystis* wurde schon verwiesen, eine gewisse Ähnlichkeit zeigen auch die Pseudocilien von *Tetraspora* u. a.), kann ich nichts Positives mitteilen. In der Zelle findet sich an ihrer Basis der chromatophorenfreie Fleck; an dieser Stelle liegt eine kontraktile Vakuole (Taf. 1 Fig. 5).[1]) Es ist wahrscheinlich, daß irgendein Zusammenhang mit dem Kern besteht, da sich zwischen ihm und den Haaren normalerweise keine Chromatophoren befinden.



Textfig. 8. *Gloeochaete Wittrockiana*; vierzellige Kolonie mit stark entwickelten Haaren; Freilandexemplar. Vergr. 100:1.

Über die Membran ist nichts Besonderes zu sagen. Sie ist dünn wie bei *Glaucocystis*. Mit Chlorzinkjod färbt sie sich nicht violett. Bei Jod- und H_2SO_4-Behandlung nimmt die Gallerte in der Umgebung der Zellen einen blauen Farbenton an, die Membran selbst bleibt ungefärbt, ebenso die Haare. — Das Plasma erfüllt die Zelle gleichmäßig, nur an der chromatorenfreien Stelle liegt die erwähnte Vakuole. — Der Kern hat im Ruhezustand das gleiche Aussehen wie der von *Glaucocystis*. — Als Assimilat findet man längliche Stärkekörner (Taf. 1 Fig. 3), die den Kern umgeben und die Zwischenräume zwischen den Chromatophoren erfüllen, jedoch nicht bis an die Peripherie reichen (Taf. 1 Fig. 5). Außerdem kommen fettartige Kugeln vor (Taf. 1 Fig. 4).

Die Vermehrung erfolgt durch Zweiteilung, wobei Kern- und

[1]) Möglicherweise sind zwei kontraktile Vakuolen vorhanden, was sich aber wegen ihrer schweren Sichtbarkeit nicht sicher feststellen läßt. Der Rhythmus ist sehr langsam: von einem Schließen bis zum nächsten vergehen ca. 50 Sek.

Zellteilung zusammenzufallen scheinen, da man nie mehrkernige Zellen findet.

C. Die Chromatophoren.

Die Chromatophoren sind kurze, schwach gekrümmte Stäbchen, etwa von der Gestalt eines *Spirillums*. Im Gegensatz zu *Glaucocystis*, deren Chromatophoren in verschiedener Weise gekrümmt sein können, ist ihre Gestalt konstant. — Über den feineren Bau kann ich mich kurz fassen, da er in allen wesentlichen Punkten mit dem der Chromatophoren von *Glaucocystis* übereinstimmt. Es läßt sich im Leben wie nach Fixierung und Färbung das perophere Chromatoplasma und das zentrale Centroplasma unterscheiden. Alle Farbenreaktionen sind die gleichen wie bei *Glaucocystis*. Ein Unterschied liegt darin, daß der zentrale Teil sehr breit ist und von einem ziemlich schmalen gefärbten Saum umgeben ist, während bei *Glaucocystis* gerade das Umgekehrte der Fall ist. Ferner haben die Epiplasten eine konstante Lagerung, nämlich an den beiden Polen des Chromatophors (Taf. 1 Fig. 2 u. 3). Die Farbe im Leben ist weniger gesättigt als bei *Glaucocystis*. Die äußere Ähnlichkeit mit einer freilebenden Blaualge, z. B. mit *Aphanothece muralis*, ist sehr groß.

Es liegt nahe, auch hier dieselben Schlüsse zu ziehen wie bei *Glaucocystis* und die Chromatophoren als Blaualgen anzusprechen. Wie die Chromatophoren von *Glaucocystis* können auch sie längere Zeit außerhalb der Zelle in Nährlösung leben.

Morphologischer Vergleich von *Glaucocystis* und *Gloeochaete*.

Bevor ich zur Erörterung der durch die Auffassung der Chromatophoren als Blaualgen aufgerollten Probleme übergehe, seien die beiden Formen unabhängig davon einem Vergleich unterzogen, da es nahe liegt, den Besitz der eigentümlichen Chromatophoren als Konvergenzerscheinung zu betrachten, wie aus dem Späteren klar werden wird.

Ein wesentlicher Unterschied besteht in der Fortpflanzung. Während *Glaucocystis* Autosporenbildung besitzt, ist bei *Gloeochaete* nicht die geringste Andeutung davon zu bemerken. Im Zellbau stimmen die beiden Formen dagegen in allen wesentlichen Punkten überein. Die Zelle ist asymmetrisch, an der einen Seite befindet sich ein heller Fleck; an seinem Grund liegt der Kern, der — soweit man nach dem Ruhezustand urteilen kann — in beiden Fällen gleich gebaut ist. Die Assimilate sind die gleichen.

Der helle Fleck von *Glaucocystis* könnte durch den Vergleich mit *Gloeochaete* verständlicher werden; dort steht er offenbar zu der Funktion der Haare in einer — wenn auch noch unbekannten — Beziehung. Man kann sich vorstellen, daß auch *Glaucocystis* Haare besessen, sie jedoch im Laufe der phylogenetischen Entwicklung verloren habe.

Was die phylogenetische Beziehung von *Gloeochaete* anlangt, so wäre eine mögliche Vorstellung (freilich nicht mehr), an eine Verwandtschaft mit den *Tetrasporaceen* zu denken, etwa mit *Apiocystis*, wenn man eine Reduktion der Zoosporen annehmen will. Bezüglich *Glaucocystis* ist es noch schwieriger, eine Meinung zu äußern. Wahrscheinlich handelt es sich auch bei ihr um eine Chlorophycee. Daß die blaugrüne Farbe der Chromatophoren dieser Vorstellung nicht hinderlich ist, ergibt sich aus dem ganzen hier verfolgten Gedankengang. Es würde sich um apochlorotische Formen handeln, wie sie unter den Chlorophyceen ja bekannt sind (z. B. *Prototheca*), die sekundär Blaualgen als Symbionten aufgenommen haben. Diese Möglichkeit soll nun im folgenden erörtert werden.

Die intracellulär als Chromatophoren lebenden Organismen im Pflanzen- und Tierreich.

Wie man weiß, gibt es Organismen, die eine Symbiose zwischen einem heterotrophen und einem autotrophen Organismus darstellen, wobei die autotrophe Komponente der heterotrophen als Chromatophor dient. Ein bekanntes Beispiel bietet die Flechtensymbiose eines Pilzes mit einer Alge. Das Zusammenleben von Algen mit heterotrophen Organismen ist jedoch viel weiter verbreitet. So gibt es eine nicht geringe Zahl von Metazoen, die ihren Kohlenstoff- und vielleicht auch ihren Sauerstoffbedarf mit Hilfe von symbiotischen Algen decken. Ich erinnere an *Hydra viridis*, an die Anthozoen (z. B. *Actinia*), an die Spongien und an das Turbellar *Convoluta*. Die Algenzellen leben entweder extracellulär, oder, was für unser Problem wichtiger ist, intracellulär im Plasma. Viel verbreiteter als unter den Metazoen sind symbiotische Algen unter den Protozoen, so bei Flagellaten, Amöben, Heliozoen, Ciliaten, Radiolarien und Foraminiferen. Der physiologische Zusammenhang der Wirte mit den Algen kann ein verschieden fester sein. In manchen Fällen ist das Verhältnis ein lockeres und die Algen können auch außerhalb der Wirte ein selbständiges Leben führen. Oft aber hat die intracelluläre Lebensweise zu einer Reduktion des Algenkörpers geführt, wie z. B. Schwund der Zellulosemembran, so bei den Zoo-

xanthellen der Acanthometriden. Dies ist für unser Problem von Interesse.

Die Algen können den verschiedensten Verwandtschaftskreisen angehören. Man kennt symbiotische Cryptomonaden, Chlorophyceen, Rhodophyceen. Für uns sind von besonderem Interesse die Schizophyceen, die als Chromatophoren in anderen Organismen leben. Mereschkowsky (13) hat bei der Aufstellung seiner Chromatophorentheorie gerade an sie gedacht, und das ist auch verständlich, wenn man bedenkt, um wieviel einfacher eine Blaualge gegenüber irgendeiner anderen Alge gebaut ist. Es fehlt ihr ja ein Zellkern und die damit im Zusammenhang stehende Organisationshöhe, sowie der Chromatophor. Wenn Mereschkowsky eine Entstehung der Chromatophoren der höheren Pflanzen aus ursprünglich selbständigen Lebewesen annimmt, so muß er notwendigerweise den Ursprung der Chromatophoren in Organismen suchen, die selbst noch keinen solchen besitzen. Außerdem ist die Reduktion, z. B. einer Flagellatenzelle, zu einem Chromatophor etwa eines Moosblattes, wobei der Kern hätte reduziert werden müssen, schwer verständlich. Die oben angeführten Fälle, bei denen als autotrophe Komponente der Symbiose hochorganisierte Pflanzen vorhanden sind, führt Mereschkowsky als beachtenswerte Analogie an, die die Möglichkeit des Phänomens überhaupt etwas verdeutlicht. Als eigentliches Ausgangsglied betrachtet er aber die Blaualgen.

Mereschkowsky's Annahme ist die: die Chromatophoren der Pflanzen haben sich aus freilebenden Blaualgen entwickelt, welche sich an ein Leben im Innern von tierischen Zellen gewöhnt haben.[1]) Die Gründe, weshalb er eine Entstehung der Chromatophoren auf dem Wege der Differenzierung aus dem Plasma für unmöglich hält, sind folgende. Würde sich dieser Prozeß einmal vollzogen haben, so ist nicht einzusehen, weshalb er nicht erblich festgehalten wurde. Alle Beobachtungen, die man an jetzt lebenden Pflanzen anstellen kann, deuten auf eine große Selbständigkeit der Chromatophoven hin. Vor allem kommt hier ihre Kontinuität in Betracht, d. h. die Tatsache, daß Chromatophoren nicht neu aus dem Plasma gebildet werden, sondern mit den Fortpflanzungszellen auf die nächste Generation übertragen werden. Für die Protophyten und niederen Cormophyten kann dies als erwiesen gelten. Bei den Angiospermen scheint das

[1]) Der Ergänzung halber sei bemerkt, daß die Theorie von Mereschkowsky noch viel weiter geht. So betrachtet er auch die Zellkerne als Symbionten und erklärt sie als ursprünglich freilebende Micrococcen. Soweit wird man Mereschkowsky wohl kaum folgen wollen.

gleiche der Fall zu sein. — Außerdem besitzen die Chromatophoren eine hochgradige physiologische Unabhängigkeit vom Kern. So sind kernlose Zellen beschrieben, in denen die Chromatophoren normal weiter leben, d. h. wachsen, sich teilen, CO_2 assimilieren und Stärke bilden. — Daß eine Symbiose zwischen heterotrophen Organismen und Algenzellen möglich ist, zeigen die Zoochlorellen und Zooxanthellen. — Schließlich gibt es „freilebende Chromatophoren“, nämlich die Schizophyceen.

Bei kritischer Betrachtung dieser Argumente muß man sich eingestehen, daß sie in keiner Weise zwingend sind. Die Kontinuität der Chromatophoren kann für die Ansicht Mereschkowsky's nicht ausgewertet werden, da die Möglichkeit nicht geleugnet werden kann, daß sie — aus unbekannten Gründen — sekundär erworben wurde. Wie weit das einseitige Gewichtlegen auf diese Tatsache führt, zeigt Mereschkowsky selbst, indem er folgerichtig auch die Zellkerne als Symbionten auffassen muß. Ebenso ist die Unabhängigkeit der Chromatophoren vom Kern kein zwingender Beweis. Wenn Mereschkowsky die Blaualgen als freilebende Chromatophoren bezeichnet und meint, daß der Unterschied zwischen einer *Aphanocapsa* (Chroococcacee) und einem Chromatophor „gering“ sei, so kann man ihm unter keiner Bedingung zustimmen. Der Unterschied ist ein so großer, daß von einer Ähnlichkeit im morphologischen Sinn überhaupt keine Rede sein kann. Verleitet wurde Mereschkowsky zu seinem Vergleich offenbar durch das Fehlen eines Kernes bei den Blaualgen und der irrtümlichen Ansicht, daß die Blaualgen einen „einfachen“ Zellbau besäßen.

Ist nun Mereschkowsky auch nicht imstande, die Annahme, daß alle Chromatophoren der Pflanzen als Symbionten aufzufassen seien, zu beweisen, so ist noch immer die Möglichkeit vorhanden, daß in einigen Fällen dieser Entwicklungsgang wirklich eingeschlagen worden ist. Nach meinen Untersuchungen an *Glaucocystis* und *Gloeochaete* halte ich dies für sicher. *Glaucocystis* und *Gloeochaete* stellen Formen dar, deren Chromatophoren eine deutliche Beziehung zu freilebenden Blaualgen besitzen. Sie sind aber physiologisch bereits vollkommen unselbständig und zeigen in ihrer Gestalt Abweichungen, die durch ihre Lebensweise bedingt sind. *Glaucocystis* und *Gloeochaete* befinden sich an einer bestimmten Stelle auf dem Weg der Entwicklung von freilebenden Blaualgen zu typischen Chromatophoren. Dieser Weg wird dadurch noch besonders kenntlich, daß wir außer *Glaucocystis* und *Gloeochaete* nicht nur die Anfangs-

und Endglieder dieser Reihe [1]) besitzen, sondern noch andere Zwischenformen, die die Lücken — allerdings nur teilweise — füllen.

Die Weiterentwicklung, die auf das durch *Glaucocystis* und *Gloeochaete* repräsentierte Stadium folgte und mit der Ausbildung typischer Chromatophoren abschloß, ist so gut wie unbekannt. Hypothetisch müßte man annehmen, daß die Differenzierung in Chromato- und Centroplasma aufgehoben, die Gestalt abgeflacht und die Fähigkeit der Bildung von Stärke und Fett erworben worden wäre. Die Vorstellung der Veränderung der Assimilationspigmente würde keine großen Schwierigkeiten bereiten, da die Blaualgen einerseits Chlorophyll enthalten, andererseits blaugrüne typische Chromatophoren bekannt sind (z. B. bei *Chroomonas*). Außerdem kennt man auch rote Chlorophyceen (z. B. *Bryopsis*, *Gongrosira*). Für die Protococcacee *Palmellococcus miniatus* hat BORESCH das Vorhandensein von Schizophyceenphykoerythrin festgestellt. — Die Annahme einer solchen Entwicklung wird dadurch erleichtert, daß die chemische Zusammensetzung des Blaualgenprotoplastes und eines Chromatophors sehr ähnlich ist: beide bestehen, wie erwähnt, aus Proteinen und Glykoproteiden.

Die Untersuchung von blaugrünen Chromatophoren (von *Chroomonas*) und von roten (*Rhodomonas*) lieferte nichts Besonderes. Es handelt sich in diesen Fällen um ganz typische Chromatophoren. Soweit aus der Literatur ersichtlich ist, dürfte dasselbe für *Cyanomonas* gelten, die MERESCHKOWSKY — wohl mit Unrecht — als Beispiel für Chromatophoren mit Blaualgennatur erwähnt. Die Lücke zwischen *Glaucocystis* und *Gloeochaete* einerseits und typischen Chromatophoren andererseits ist — vorläufig wenigstens — nicht auszufüllen.

Anders steht es mit dem Anschluß nach unten. Es gibt zwei Organismen, welche hier als Zwischenformen eingeschaltet werden können. Im einen Fall handelt es sich um den Rhizopoden *Paulinella chromatophora* LAUT. In seinem Zelleib findet sich ein blaugrüner, hufeisenförmig gekrümmter Körper von kreisförmigem Querschnitt, der sich durch Querteilung vermehrt. Der Bau dieses Gebildes stimmt mit dem einer Blaualge vollkommen überein. Der Farbstoff ist peripher gelagert, zentral findet sich ein farbloser Teil, in dem Granulationen vorkommen. LAUTERBORN (12) spricht direkt von einer als Chromatophor dienenden Blaualge. Bereits MERESCHKOWSKY hat diesen Organismus als Stütze für seine Theorie angeführt. Dem

[1]) Der Begriff „Reihe" ist selbstverständlich nicht im phylogenetischen Sinn aufzufassen.

Aussehen nach gleicht der Chromatophor von *Paulinella* sehr den Chromatophoren von *Glaucocystis* und *Gloeochaete.*

Von größerem Interesse ist für uns die eigentümliche Siphonee *Geosiphon* F. WETTST. (17). Sie zeigt ungefähr das Aussehen von *Botrydium*, besitzt jedoch keine Chromatophoren, ist somit apochlorotisch. An ihrer Stelle wurde sekundär ein Ersatz in Form von symbiotisch in der Zelle lebenden Blaualgen erworben. Diese Blaualgen zeigen morphologisch so klare Beziehungen zu den freilebenden Formen, daß sie direkt als eine Art der Gattung *Nostoc* beschrieben werden konnten. Wie dieses bildet sie verschlungene Fäden, die sich aus tonnenförmigen Zellen zusammensetzen; Heterocysten und Dauerzellen sind vorhanden. Das Wachstum von *Geosiphon* in anorganischer Nährlösung zeigt, daß die an sich heterotrophe Zelle mit den Assimilaten des *Nostoc* vollkommen auskommt. Das *Nostoc* geht außerhalb der Zelle zugrunde, ist also physiologisch bereits unselbständig, trotzdem es morphologisch von einer freilebenden Form nicht zu unterscheiden ist.

Es wird nun verständlich sein, was ich an einer früheren Stelle über die Phylogenie von *Glaucocystis* und *Gloeochaete* gesagt habe. Auch bei ihnen handelt es sich um apochlorotische Formen, die sekundär „Chromatophoren" erworben haben. Die Rückbildung der Blaualgen ist bei ihnen viel weiter vorgeschritten als bei *Paulinella* und insbesondere bei *Geosiphon.* Ein prinzipieller Unterschied ist jedoch nicht vorhanden.

Die oben behandelten Formen, bei denen es sich um ein Einwandern von Blaualgen in sekundär heterotrophe Formen handelt, stellen nur Spezialfälle dar. Sie können verdeutlichen, wie die Chromatophorenbildung überhaupt (auch in ursprünglich heterotrophen Organismen) vor sich gegangen ist. Ich halte es für erwiesen, daß eine solche Entwicklung in manchen Fällen eingeschlagen worden ist. Ob sie eine allgemeine Erscheinung darstellt, läßt sich vorläufig noch nicht feststellen.

Wien, Botanisches Institut der Universität, im Jänner 1923.

Literaturverzeichnis.

1) BAUMGÄRTEL, O.: Das Problem der Cyanophyceenzelle. Arch. f. Protistenk. 1920.
2) BOHLIN, K.: Algen der 1. Regn.-Exped. I. 1897.
3) BRUNNTHALER, J.: Protococcales. PASCHER's Süßwasserflora Heft 5.
4) CHODAT, R.: Études faites a la Linnaea. II. Sur un Glaucocystis et sa position systematique. Bull. de la soc. bot. de Genève 1919.

5) Correns, A.: Über Apiocystis Brauniana Naeg. Zimm. Beitr. z. Pflanzenzelle, 3.
6) Dangeard: Mémoire sur les Algues. Le Botaniste 1889.
7) Forti, A.: Sylloge Myxophycearum. in: de Toni, Sylloge Algarum, V. 1907.
8) Griffiths, B. M.: On Glaucocystis Nostochinearum Itzigsohn. Ann. of Bot. 1915.
9) Hansgirg, A.: Prodromus der Algenflora von Böhmen. II. 1892.
10) Hieronymus, G.: Beiträge zur Morphologie und Biologie der Algen. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen 1892.
11a) Lagerheim, G.: Bidrag till Sverig. Algfl. 1883.
b) —: Ein neues Beispiel des Vorkommens von Chromatophoren bei den Phycochromaceen. Ber. d. deutschen Bot. Ges. 1884.
c) —: Gloeochaete et Schrammia. Nuova Notarisia 1890.
12) Lauterborn, R.: Protozoenstudien. I. Paulinella chromatophora. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1895.
13) Mereschkowsky, O.: Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreich. Biol. Centralbl. 1905.
14) Schmitz, F.: Rhodophyceae. in: Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfam. I, 2.
15) Tilden, J.: Minnesota Algae Vol. I 1910.
16) West: The British freshwater Algae. 1904.
17) Wettstein, F.: Geosiphon Fr. Wettst., eine neue, interessante Siphonee. Österr. bot. Zeitschr. 1915.
18) Wille, N.: Chlorophyceae. in: Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfam. I, 2 und Nachträge.

Tafelerklärung.

Die Fig. 1, 4, 7 und 8 sind bei hoher Einstellung auf die Zelle gezeichnet, Fig. 5 stellt einen optischen Querschnitt dar.

Fig. 1—5. *Gloeochaete Wittrockiana.*

Fig. 1. Junge Zelle schief von oben gesehen (Draufsicht); Haare nicht eingezeichnet; lebend. Vergr. 1500:1.

Fig. 2. Microtomschnitt durch eine junge Zelle, gefärbt mit Heidenhain's Hämatoxylin. Vergr. 1500:1.

Fig. 3. Einzelner Chromatophor, mit Methylenblau gefärbt und 0,5 proz. KOH und 0,2 proz. HCl differenziert. Daneben einige Stärkekörnchen. Vergr. 1500:1.

Fig. 4. Achtzellige Kolonie, von oben gesehen, die Zellen in der Draufsicht. Der Zellinhalt nur bei vier Zellen eingezeichnet. Lebend. Vergr. 1500:1.

Fig. 5. Ältere Zelle in Querprofilansicht; lebend. Vergr. 1500:1.

Fig. 6—9. *Glaucocystis Nostochinearum.*

Fig. 6. Mikrotomschnitt, gefärbt mit Heidenhain's Hämatoxylin; Chromatophoren im Längs- und Querschnitt. Vergr. 1200:1.

Fig. 7. Achtzellige, junge Kolonie; die Chromatophoren zu einer undeutlichen Sternfigur angeordnet. Zellinhalt nur bei vier Zellen gezeichnet; lebend. Vergr. 900:1.

Fig. 8. Zelle aus einer alten Kultur, mit kleinen, scheinbar parietal liegenden Chromatophoren. Die Zelle ganz mit Stärke erfüllt, mit vier kleinen Vakuolen. Lebend. Vergr. 900:1.

Fig. 9. Isolierte Chromatophoren; a und d lebend, b mit Baumgärtel's saurem Blaurot gefärbt, c wie Fig. 3 behandelt. Vergr. 2000:1.

Aus dem M. Nencki-Institut für experimentelle Biologie, Warschau.

Über die Bewegungen von *Paramaecium caudatum.*[1]

Von
Jan Dembowski.

(Hierzu Tafel 2—4 und 3 Textfiguren.)

Das Problem.

In einem Tropfen Wasser schwimmen die Paramäcien regellos umher. Verfolgt man die Bahn eines einzelnen Individuums, sieht man wie dasselbe in der Mitte des Tropfens plötzlich stehen bleibt, um dann sofort eine starke Kursänderung vorzunehmen oder gar eine kurze Strecke rückwärts zu schwimmen. Nach einem Zusammenstoß mit dem Tropfenrand erfolgt eine Reflexion oder aber die bekannte „avoiding reaction", je nach der Größe des Einfallswinkels, wobei die Bahn häufig eine gebogene ist. Wenn es sich um die Beobachtung einer größeren Infusorienanzahl handelt, gewinnt man tatsächlich den Eindruck einer vollkommenen Regellosigkeit.

Welche sind die Ursachen dieser plötzlichen Richtungsänderungen?

Die Antwort auf die gestellte Frage ergibt sich einerseits aus der Summe recht komplizierter und variabler physikalisch-chemischer Bedingungen, die in jedem Wassertropfen herrschen, andererseits

---

[1]) Am 25. Oktober 1922 der Warschauer Ges. d. Wiss. vorgelegt.

aber aus den vielfachen für *Paramaecium* bekannten Tropismen, sowie aus der anerkannten Empfindlichkeit der Tierchen gegen jede noch so geringe Milieuänderung. Für jede einzelne Wendung des Infusors werden wir natürlich einen besonderen Reiz verantwortlich machen und die regellose Bewegung unserer Protisten für den äußeren Ausdruck jener regellosen Bedingungen erklären.

Und doch scheint diese geläufige Auffassung anfechtbar zu sein. Denn eine gewisse Regelmäßigkeit muß doch der Protistenbewegung zugeschrieben werden. So ist z. B. die Bahn eines *Paramaecium* vorwiegend eine geradlinige, was nicht möglich wäre, sollten die Bewegungen nur von Außenbedingungen bestimmt werden. Je mehr man sich bemüht eine unerschöpfliche Mannigfaltigkeit dieser Bedingungen nachzuweisen, desto klarer wird es, daß sie allein nicht die Bewegungsrichtung zu beeinflussen vermögen. In einem Tropfen Wasser schwimmen die Infusorien stets einzeln, ein jedes für sich. Sollte aber die Bahn durch Außenbedingungen vorgeschrieben werden, so müßten zwei Individuen, die nebeneinander in derselben Richtung schwimmen, sämtliche Wendungen und Änderungen in der Schwimmrichtung auch gemeinsam ausführen. Da sie sich in einem und demselben Punkt des Tropfens befinden, müssen sie in der Regel von einem und demselben Reiz getroffen werden. In Wirklichkeit aber biegt ein Infusor im Punkte A nach rechts um, wogegen das zweite den kritischen Punkt A ruhig passiert, um im Punkte B nach links umzubiegen.

Was jedoch das Wichtigste ist, stellt das regellose Schwimmen nur eine temporäre Erscheinung, die kaum einige Minuten dauert, dar. Später beginnen die Tierchen fast ausschließlich der Tropfenperipherie entlang zu schwimmen, indem sie einen beweglichen Ring bilden, von welchem sich nur von Zeit zu Zeit einzelne Individuen abtrennen, um den Tropfen zu durchqueren und sich wiederum den anderen zu gesellen. Die Unregelmäßigkeit und die Variabilität der äußeren Bedingungen sind dieselben geblieben, aber die Bewegungen sind regelmäßig geworden, woraus ohne weiteres der Schluß folgt, daß die Schwimmrichtung auch von den inneren Bedingungen reguliert werden muß.

In der vorliegenden Schrift wird der Versuch unternommen folgende Fragen zu beantworten: 1. Worin besteht die Regelmäßigkeit in der Bewegung eines *Paramaecium?* 2. Unter welchen Bedingungen wird die regellose Bewegung durch eine regelmäßige ersetzt? 3. Bildet die Tropismentheorie eine ausreichende Erklärung der Infusorienbewegung?

Methodik.

Zwecks Erreichung einer möglichsten Gleichmäßigkeit der Bedingungen im Wassertropfen, wurden die Infusorien in winzigen Behältern mit senkrechten Wänden und flacher Wasseroberfläche beobachtet. Solche Behälter wurden in einer Schicht Paraffin auf dem Objektträger ausgeschnitten. Die Form der „Tropfen“ war verschieden: es kamen kreisrunde, dreieckige, quadratische, fünfeckige, elliptische u. dgl. Behälter zur Verwendung. Die jeweilige Größe des Tropfens werde ich bei der Beschreibung einzelner Versuche angeben. Die Mehrzahl der Beobachtungen wurde in kreisrunden Tropfen von 7 mm Durchmesser bei $^3/_4$ mm Tiefe ausgeführt. In den meisten Fällen war der Behälter offen geblieben, in einigen Versuchen aber mit einem Deckglas verschlossen. Da das Paraffin doch keine absolut neutrale Substanz darstellt und die Infusorien möglicherweise etwas chemisch beeinflussen könnte, habe ich auch kleine Kristallisatoren aus Glas verwendet. Solche Gefäße von 7 mm Durchmesser bei 1—1$^1/_4$ mm Tiefe erhält man durch flaches Zuschmelzen und Abschneiden eines Glasrohres.

Die Beobachtungen wurden teils an einzelnen Individuen, teils an Massenkulturen ausgeführt. Im ersteren Falle habe ich stets die Bahn des Infusors mit Hilfe einer Zeiss' Zeichenkamera genau registriert. Das Objektiv Nr. 1 sowie das Okular I von Leitz liefern eine zu diesen Zwecken passende Vergrößerung. Bei Massenbeobachtungen, wo der Behälter ca. 80—100 Individuen enthielt, könnte natürlich nur der allgemeine Charakter des Verhaltens notiert werden.

Weitere Einzelheiten der Methodik gebe ich bei Versuchsbeschreibung an.

Die regelmäßige Bewegung.

Versuch 1. Von einem Paramäcienring, welcher sich an der Wand der Kulturgefäße unmittelbar unter der Flüssigkeitsoberfläche gebildet hatte und aus sitzenden und sich in optimalen Atmungssowie Ernährungsbedingungen befindenden Infusorien bestand, wurde ein Individuum isoliert und in ein kreisrundes Versuchsgefäß von 7 mm Durchmesser übertragen. Um eine Milieuänderung, die störend wirken könnte, zu vermeiden, wurde der Behälter mit der Kulturflüssigkeit gründlich gewaschen und dann mit derselben Flüssigkeit gefüllt. Die Oberfläche der Flüssigkeit, wie in allen Versuchen, wo nicht anders angegeben ist, war flach und offen. Von dem

Momente an, wo das Infusor in die Pipette eingesogen war und bis zum Beginn der Registrierung könnten einige 5 Sekunden verstrichen sein. Die Bahn des Infusors innerhalb der ersten $2^1/_2$ Minuten gibt die Fig. 1 (Taf. 2) wieder. In sämtlichen Figuren bedeutet + den Beobachtungsbeginn, die Zahlen an der Peripherie der Fig. die aufeinanderfolgenden Zusammenstöße des *Paramaecium* mit der Wand des Behälters.

Fig. 1 zeigt alle charakteristische Merkmale des Verhaltens im Anfang des Versuches. Das Infusor ist mehrmals in einiger Entfernung vom Tropfenrand stehengeblieben, um gleich nachher eine bedeutende Kursänderung vorzunehmen, bzw. eine Strecke rückwärts zu schwimmen. In der Wandnähe erfolgt gewöhnlich eine typische „avoiding reaction“, noch bevor die Wandung berührt wird. Die Bahn ist oft eine gebogene. Falls die Wand angestoßen wird, erfolgt oft eine Reflexion in der „negativen“ Richtung.

Es sollen hier einige später verwandte Termini erklärt werden. Der Einfallswinkel und der Reflexionswinkel entsprechen in diesem Aufsatz den in der Optik üblichen Begriffen, bedeuten also einen Winkel zwischen der Bahnrichtung unmittelbar vor bzw. nach dem Zusammenstoß und der entsprechenden Senkrechten. Der Reflexionswinkel ist positiv, wenn diese Senkrechte zwischen der Einfallsrichtung und der Reflexionsrichtung liegt. Liegt sie auf einer Seite der beiden Richtungen, so ist der Reflexionswinkel negativ. Für den Einfallswinkel läßt sich natürlich diese Scheidung nicht durchführen. Die maximale mögliche Größe für beide Winkel beträgt 90^0.

Fig. 2 illustriert das Verhalten eines anderen Individuums bei denselben Bedingungen, nur innerhalb 2 Minuten. Sie zeigt denselben allgemeinen Charakter des Verhaltens, sowie die üblichen negativen Reflexionswinkel.

Die Bahn dieses zweiten Infusors wird in Fig. 3 binnen weiteren 2 Minuten wiedergegeben. Nach einigen Abweichungen, nach und nach wird die Bahn immer regelmäßiger, indem sie sich der Tropfenperipherie immer mehr nähert. Es ist hier eine größere Anzahl der Zusammenstöße zu verzeichnen (15 statt 7 der Fig. 2), sowie das Fehlen negativer Reflexionswinkel zu beachten.

Innerhalb weiterer 2 Minuten, also zwischen der 4. und 6. Minute seit dem Beobachtungsbeginn, ist die Bahn eine regelmäßige geworden, wie aus Fig. 4 ersichtlich. Das Infusor beschreibt eine bestimmte geometrische Figur, es ist keine Spur einer „avoiding reaction“ zu bemerken, eine Kursänderung wird ausschließlich nach einem Zusammenstoß mit der Wandung vorgenommen, die Reflexions-

winkel sind immer positiv, die Größe der Einfalls- und der Reflexionswinkel schwankt innerhalb ziemlich enger Grenzen, woraus sich eine leidlich regelmäßige Figur ergibt, die Bahn ist stets eine geradlinige. In einem Worte ist im Verhalten des Infusors eine radikale Veränderung eingetreten.

Einmal hervorgerufen, dauert die regelmäßige Bewegung zumindestens einige Minuten. In einem Falle, auf welchen ich weiter unten (S. 51) zu sprechen komme, dauerte sie sogar 72 Minuten ohne Unterbrechung. Übrigens sind hier große individuelle Schwankungen zu verzeichnen.

Wenn das *Paramaecium* zur unregelmäßigen Bewegung zurückkehrt, so unterscheidet sich sein Zustand von dem ursprünglichen. Die „avoiding reaction“ ist jetzt kaum zu bemerken und eine Kursänderung pflegt stets Folge eines Anstoßes zu sein. Vor allem aber genügt jetzt eine geringe Reizung, um sofort eine mehrere Minuten dauernde regelmäßige Bewegung hervorzurufen. Es genügt z. B., einige Luftbläschen durch den Tropfen gleiten zu lassen, den Tropfen zu mischen oder mit dem Objektträger einige Male gegen den Tisch anzuklopfen. In allen diesen Fällen wird sofort die Geschwindigkeit der Bewegung gesteigert und die Bahn wird eine regelmäßige. Am Anfang des Versuches bleibt dieselbe Reizung ohne Erfolg. Es müssen 3 Minuten verstreichen und erst dann, und zwar meist ohne jede Reizung, beginnt sich das Tierchen zu benehmen wie auf Fig. 4.

Nimmt man mehrere Individuen zugleich, so tritt in der Regel die spontane Kreisbewegung nicht ein. Anfangs sieht man die bekannten plötzlichen Kursveränderungen, das Schwimmen in gebogener Bahn sowie die unregelmäßigen Reflexionswinkel mit Vermeidung der Tropfenwand. Nach 2—3 Minuten erfolgt eine Veränderung, indem die Bahn zur geradlinigen wird und etwaige Kursänderungen nur infolge eines Anstoßes eintreten. Die Bahn bleibt jedoch unregelmäßig, da die Größe der Winkel stark variiert. Erst nachdem man die Paramäcien mechanisch reizt, wird die Geschwindigkeit der Bewegung gesteigert und die Infusorien bilden einen Ring, der sich in zwei entgegengesetzten Richtungen bewegt. Diese Verhältnisse sind in Fig. 5 dargestellt. Eine ebensolche Steigerung der Bewegungsgeschwindigkeit ist zu beobachten, sobald man die Infusorien am Anfang des Versuches, also sofort nach der Übertragung in das Versuchsgefäß reizt, aber bei diesen Bedingungen sieht man keine Spur einer Anpassung an die Tropfenperipherie.

Im allgemeinen bildet die gesteigerte Bewegungsgeschwindigkeit

einen Faktor, der eine Anpassung begünstigt, jedoch allein reicht dieser Faktor nicht aus. Die Infusorien müssen ihre 3 Minuten im Tropfen verbleiben, um jede Reizung mit sofortiger Aufnahme der Kreisbewegung beantworten zu können. Versuche dieser Art habe ich zu Hunderten ausgeführt und immer ist das Ergebnis das nämliche geblieben. Jedes Infusor, früher oder später, gereizt oder ungereizt, beginnt die regelmäßige Bewegung auszuführen. Diese Regel habe ich niemals unbestätigt gesehen.

Wie die Individualbewegung, dauert das regelmäßige Schwimmen bei Massenbeobachtung gewöhnlich einige Minuten. Später wird die Regelmäßigkeit undeutlich. Aber nochmals unterscheidet sich das jetzige Verhalten von dem ursprünglichen vor allem darin, daß jetzt die Paramäcien jeden mechanischen Reiz durch sofortige Aufnahme der Kreisbewegung beantworten, was anfangs nicht der Fall war.

Versuch 2. Die Bahn des *Paramaecium* im quadratischen Behälter (Seitenlänge 6,2 mm) folgt denselben Regeln. Die Fläche des verwandten Quadrates ist gleich der Fläche eines Kreises von 7 mm Durchmesser. Da die Tiefe der Behälter in sämtlichen Versuchen unverändert war, enthielten die Behälter der Versuche 1 und 2 dieselbe Flüssigkeitsmenge. Sonst waren die Bedingungen gleich denjenigen des vorigen Versuches.

Das typische Verhalten eines *Paramaecium* in drei aufeinanderfolgenden Zeitintervallen von je 2 Minuten ist in Fig. 6 (Taf. 2) und Fig. 7 u. 8 (Taf. 3) wiedergegeben. Die Bahn innerhalb erster 2 Minuten (Fig. 6) entspricht der Bahn der Fig. 1 u. 2. Man sieht hier dasselbe Schwimmen in gebogenen Linien, das häufige Stehenbleiben in der Tropfenmitte, dasselbe Vermeiden der Wandung, dieselben negativen Reflexionswinkel usw. Binnen weiterer 2 Minuten (Fig. 7) wird die Bahn allmählich regelmäßiger. Nach einigen Schwankungen werden die Wände nicht mehr vermieden, die Bahn wird geradlinig und das Infusor beginnt eine Art Quadrat zu beschreiben. Von dem vierten Zusammenstoß an sind alle Reflexionswinkel positiv. Schließlich zeigt die Fig. 8 eine regelmäßige Bahn, deren Konfiguration der Form des Tropfens entspricht. Das geschilderte Ergebnis ist ebenso unfehlbar wie das Eintreten der Kreisbewegung im runden Tropfen. Jedes Infusor nach einigen Minuten Aufenthalt im Tropfen beginnt ein Quadrat zu beschreiben. Und genau ebenso läßt sich diese Bewegung durch einen mechanischen Reiz sofort auslösen, falls sie vom Infusor aufgegeben worden ist.

Versuch 3. In einem regelmäßigen Fünfeck (Seitenlänge 5 mm) unterliegt nochmals die Bewegung derselben Gesetzmäßigkeit, wie Fig. 9 anzeigt. In dieser und in den folgenden Figuren gebe ich die Bahn nur nach erfolgter Anpassung wieder, somit nach 3 Minuten seit dem Versuchsbeginn. Das ursprüngliche Benehmen bleibt in allen Fällen das nämliche. Im Fünfeck wird eine entsprechende Figur beschrieben.

Versuch 4. Im regelmäßigen Sechseck (Seitenlänge 4,5 mm) wird ein Sechseck beschrieben (Fig. 10).

Versuch 5. In einem verlängerten Viereck mit Seitenlängen von 7 und 3,2 mm wird ein ähnliches Viereck beschrieben, wie Fig. 11 zeigt. Zwischen dem zweiten und dem dritten Zusammenstoß erfolgte aus unbekannten Ursachen eine plötzliche Richtungsänderung. Es läßt sich vermuten, daß ohne diese Änderung das Infusor ebenfalls eine Reihe von Rechtecken beschrieben haben würde, wie es übrigens schon begonnen hatte, nur in einer anderen Richtung.

Versuch 6. In einem Trapez mit 4,2 mm Höhe und mit Länge der parallelen Seiten von 7,5 und 4,5 mm wird ein ähnliches Trapez beschrieben (Fig. 12).

Versuch 7. In einer Ellipse mit Achsen von 7,6 und 3,5 mm beschreibt das Infusor ein Vieleck (Fig. 13).

Versuch 8. Die Bahn des Infusors in einem regelmäßigen Dreieck (Seitenlänge 9,4 mm) weist etwas abweichende Verhältnisse auf. Die Beobachtung wird dadurch erschwert, daß das Infusor nach einer Reihe von Reflexionen gewöhnlich in einen der drei Winkel gerät, wo es öfters thigmotropisch an der Wand haften bleibt. Erfolgt jetzt eine Reflexion, so pflegt sie ganz unregelmäßig zu sein, da das Tierchen die beiden Seiten des Winkels zugleich berührt. Nur ausnahmsweise ist im Dreieck eine leidliche Regelmäßigkeit der Bewegung zu bemerken. Die Bahn der Fig. 14 (Taf. 4) entspricht keinem typischen Verhalten des *Paramaecium*, ist jedoch manchmal zu beobachten. Das typische Verhalten dagegen ist der Fig. 15 zu entnehmen.

Zu allen angeführten Figuren ist zu bemerken, daß sie etwas schematisiert sind. Dies bezieht sich zunächst auf die Gestalt des Behälters, die in der Praxis selbstverständlich niemals so regelmäßig sein kann. Zweitens aber müßten in einigen Fällen einzelne Linien etwas verschoben werden, um ein Zusammenfallen der Linien und somit eine Verwirrung der Zeichnung zu vermeiden. Eine genaue Wiederholung derselben Bahn gehört nicht zu Seltenheiten.

Einen tieferen Einblick in das Wesen der regelmäßigen Bewegung eines *Paramaecium* gestattet erst die nähere quantitative Analyse der Einfalls- und Reflexionswinkel. Um eventuellen Einwürfen vorzubeugen, habe ich diese Analyse an solchen Fällen ausgeführt, wo die Regelmäßigkeit eine angenäherte war. Denn tatsächlich erhält man solche regelmäßige Figuren, wie die bereits angeführten, ganz sicher nur unter bestimmten Voraussetzungen, auf welche ich weiter unten (S. 51) in einem anderen Zusammenhang zu sprechen komme. Für gewöhnlich sind einige Abweichungen zu beobachten und die einzelnen Individuen pflegen sich nicht genau gleich zu verhalten. Der Zweck quantitativer Analyse besteht eben darin, die gemeinsamen Züge in der Mannigfaltigkeit aufzudecken und den Typus des Verhaltens zu ermitteln. Wir werden auch sehen, daß dieser Typus sich ohne Schwierigkeit feststellen läßt und unter gewissen Bedingungen vollkommen sicher zur Beobachtung gelangt.

Die Größe der Winkel wurde mit Hilfe eines gewöhnlichen Winkelmessers registriert.

In der Tabelle I werden die Ergebnisse dieser Messung für acht Paramäcienindividuen in acht Behältern verschiedener Gestalt beobachtet, zusammengestellt. Die Vertikalkolonnen mit Überschrift E

Tabelle I.

Größe von Einfalls- und Reflexionswinkel für acht verschiedene Individuen in acht Gefäßen verschiedener Form.

Nr.	Kreis		Quadrat		Fünfeck		Sechseck		Rechteck		Trapez		Ellipse		Dreieck	
	E.	R.	E.	R.	E.	R.	E.	R.	E.	R.	E.	R.	E.	R.	E.	R.
1	68	66	21	63	42	68	30	70	20	70	0	58	62	79	17	78
2	74	62	50	62	46	69	55	60	32	65	0	73	70	67	5	33
3	58	61	34	67	40	60	18	75	0	65	46	73	57	50	13	21
4	62	69	26	60	24	63	32	67	0	53	52	74	63	78	32	61
5	69	55	20	75	0	43	60	62	30	86	11	57	81	85	0	13
6	65	74	35	62	56	65	39	75	14	70	16	73	57	83	58	69
7	65	72	36	75	40	64	66	68	21	64	31	60	49	82	4	51
8	70	88	60	33	34	65	49	60	22	77	47	62	72	67	30	48
9	62	63	50	52	44	80	52	36	24	63	11	54	62	76	10	58
10	65	67	32	60	47	65	55	76	0	90	—	—	44	67	0	70
11	62	73	0	75	50	68	40	70	28	82	—	—	60	67	22	46
12	66	75	30	72	44	68	50	84	0	67	—	—	75	80	30	66
13	—	—	21	63	45	72	56	76	25	77	—	—	53	67	—	—
14	—	—	—	—	25	63	54	76	—	—	—	—	49	77	—	—
15	—	—	—	—	32	68	—	—	—	—	—	—	70	72	—	—
16	—	—	—	—	53	82	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Σ	**65,5**	**68,8**	**31,9**	**63,0**	**38,9**	**66,4**	**46,9**	**68,2**	**16,6**	**72,2**	**23,8**	**64,9**	**61,6**	**73,1**	**18,4**	**51,2**

Durchschnitt für die ganze Tabelle: E = 37,95°.
R = 65,98°.

enthalten die jeweilige Größe (in Grad) der Einfallswinkel, diejenigen mit Überschrift R der Reflexionswinkel. Aus beiden Kolonnen für den Kreis z. B. ist zu ersehen, daß das Infusor die Wandung des Gefäßes unter einem Einfallswinkel von 68⁰ angestoßen hatte, dann eine Reflexion unter 66⁰ erfolgte, welcher ein zweiter Zusammenstoß mit Einfallswinkel 74⁰ folgte, wiederum eine 62⁰-Reflexion usw.

Die Tabelle zeigt zunächst eine starke Variabilität der beiden Winkelkategorien. Die Größe der Einfallswinkel schwankt zwischen 0⁰ und 81⁰, diejenige der Reflexionswinkel zwischen 13⁰ und 90⁰. Ein anderes Bild zeigen jedoch die Durchschnittswerte (horizontale mit Σ bezeichnete Reihe). Hier schwanken wiederum die Einfallswinkel zwischen 18,4⁰ und 65,5⁰, dagegen weisen die Reflexionswinkel eine weit größere Konstanz auf, indem sie nur innerhalb 51,2⁰—73,1⁰ variieren. Es ist noch zu bemerken, daß in der weitaus größten Mehrzahl der Fälle (96 aus 104) der Reflexionswinkel größer als der zugehörige Einfallswinkel zu sein pflegt.

Da der Einfallswinkel viel stärker als der Reflexionswinkel variiert, liegt die Vermutung nahe, daß die Größe des letzteren von derjenigen des ersteren unabhängig bleibt. Sobald jedoch die Größe des Einfallswinkels eine beliebige sein kann, wie aus Tabelle I zu folgen scheint, wird die früher dargestellte regelmäßige Bahn des *Paramaecium* unverständlich. Wenn das Infusor im beliebigen Behälter eine regelmäßige und der Tropfenperipherie geometrisch ähnliche Figur beschreibt, so setzt das eine Konstanz der beiderlei Winkel voraus. Die beträchtliche Variationsbreite des Einfallswinkels ist offenbar dadurch zum Vorschein gekommen, daß wir die Bahn der Infusorien in Behältern verschiedener Gestalt von einem gemeinsamen Gesichtspunkte betrachteten. Für jede Behälterform dagegen ist eine spezifische und leidlich konstante Größe des Einfallswinkels zu erwarten.

Zwecks Prüfung der Richtigkeit dieses Schlusses habe ich zwei Versuchsserien unternommen.

In erster Versuchsserie wurden sieben Individuen sämtlich in kreisförmigen Behältern verschiedener Größe beobachtet. In der Tabelle II sind die zugehörigen durch Aufzeichnung der Individualbahn und Messung der Winkelgröße gewonnenen Werte zusammengestellt worden.

Für dieses Mal schwankten die Einfallswinkel zwischen 59,7⁰ und 68,9⁰, die Reflexionswinkel dagegen zwischen 65,5⁰—76,4⁰. Unsere Vermutung erweist sich somit als richtig, und tatsächlich sind die

Schwankungen der beiden Winkelkategorien in kreisförmigen Behältern weit geringer als in der Tabelle I.

Tabelle II.

Größe von Einfalls- und Reflexionswinkel für sieben Individuen in kreisförmigen Behältern verschiedener Größe.

Nr.	Durchmesser des Kreises:													
	4 mm		5 mm		6 mm		7 mm		8 mm		8 mm		9 mm	
	E.	R.	E.	R.	E.	R.	E.	R.	E.	R.	E.	R.	E.	R.
1	65	87	71	71	63	67	56	68	68	66	70	64	73	74
2	67	76	63	73	70	84	70	78	74	62	67	65	72	64
3	65	78	64	60	50	75	70	76	58	61	66	57	65	82
4	75	76	55	61	60	68	64	72	62	69	76	55	73	85
5	62	71	66	72	66	65	70	71	55	69	66	76	65	64
6	60	76	68	63	61	72	65	87	65	74	63	73	66	81
7	75	71	76	64	66	55	63	71	65	72	68	43	53	72
8	—	—	54	66	52	76	60	75	70	88	75	67	73	74
9	—	—	62	70	63	78	80	80	62	63	—	—	58	64
10	—	—	50	82	76	65	73	62	65	67	—	—	54	75
11	—	—	65	70	68	63	72	73	62	73	—	—	67	52
12	—	—	30	47	45	76	67	75	66	75	—	—	67	58
13	—	—	45	82	65	66	70	82	—	—	—	—	60	70
14	—	—	56	63	—	—	70	81	—	—	—	—	82	67
15	—	—	71	63	—	—	—	—	—	—	—	—	65	65
16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	60	65
17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	64	76
18	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	65	68
19	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	72	80
Σ	67,0	76,4	59,7	67,1	61,9	70,0	67,9	75,1	64,3	69,9	68,9	62,5	65,5	70,3

Durchschnittswert für die ganze Tabelle: E = 65,03°.
R = 70,19°.

In der zweiten Versuchsserie wurden sechs Paramäcien sämtlich in quadratischen Behältern verschiedener Größe beobachtet. Tabelle III zeigt das Ergebnis.

Hier schwanken die Einfallswinkel zwischen 26,8° und 37,3°, die Reflexionswinkel zwischen 61,9° und 79,4°, also wiederum bleibt die Größe der ersteren ziemlich konstant, obwohl sie mehr als zweimal geringer ist, als die entsprechende Durchschnittsgröße des Einfallswinkels aus der Tabelle II (32,20° gegen 65,03°). Somit ist die Größe des Einfallswinkels für jede Behälterform eine konstante, aber mit der Gestalt der Tropfenperipherie ist sie ursächlich verbunden.

Es ist hier ganz besonders zu beachten, daß in sämtlichen drei Tabellen die durchschnittliche Größe des Reflexionswinkels innerhalb sehr engen Grenzen variiert (zwischen 65,98° und 70,19°), was deutlich auf eine Unabhängigkeit derselben vom Einfallswinkel, der Größe und Gestalt des Behälters hinzuweisen scheint.

Tabelle III.

Größe von Einfalls- und Reflexionswinkel für sechs Individuen in quadratischen Behältern verschiedener Größe.

Nr.	Seitenlänge des Quadrats: 3 mm		4 mm		5 mm		6 mm		6 mm		6 mm	
	E.	R.	E.	R.	E.	R.	E	R.	E.	R.	E.	R.
1	44	52	37	62	33	68	26	60	44	78	21	85
2	38	59	40	51	29	64	30	85	7	79	35	77
3	27	67	52	60	38	62	28	77	14	71	38	78
4	41	61	32	64	42	47	30	77	23	80	32	83
5	22	70	14	73	44	68	22	73	38	62	21	73
6	31	57	33	57	34	60	38	72	34	47	40	76
7	35	73	41	60	35	71	31	71	18	73	31	73
8	29	80	22	64	43	49	31	85	38	77	36	90
9	35	63	43	70	55	69	—	—	50	80	24	77
10	44	61	59	58	14	50	—	—	7	88	32	76
11	—	—	—	—	38	64	—	—	42	76	21	84
12	—	—	—	—	32	62	—	—	20	80	40	81
13	—	—	—	—	20	75	—	—	40	85	—	—
14	—	—	—	—	33	61	—	—	0	75	—	—
15	—	—	—	—	21	69	—	—	—	—	—	—
Σ	**34,6**	**64,3**	**37,3**	**61,9**	**34,1**	**62,7**	**29,5**	**75,0**	**26,8**	**75.3**	**30,9**	**79,4**

Durchschnitt für die ganze Tabelle: E = 32,20°.
R = 69,77.

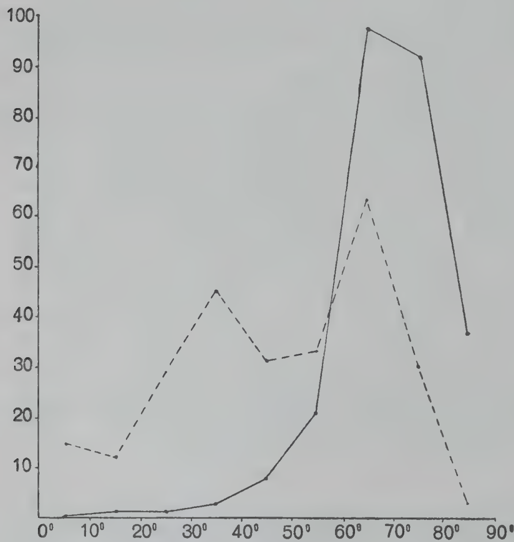
Um diesen Schluß weiterhin zu stützen, stelle ich in der Tabelle IV die Frequenz verschiedener Winkelgrößen für Tabelle I—III zusammen. Den Winkel 90° habe ich in 9 Kategorien zu je 10° eingeteilt und auf Grund der angeführten Tabellen zusammengerechnet, wie oft sich jede Winkelgröße in bestimmten Winkelkategorien eingefunden hatte.

Tabelle IV.

Frequenz verschiedener Winkelgrößen auf Grund von Tabellen I—III.

Tab.		0—10°	10—20°	20—30°	30—40°	40—50°	50—60°	60—70°	70—80°	80—90°
I	Einf.	12	8	13	16	15	17	16	6	1
	Refl.	0	1	1	3	3	9	45	31	11
II	Einf.	0	0	0	1	2	12	47	24	2
	Refl.	0	0	0	0	2	5	32	36	13
III	Einf.	3	4	16	28	14	4	0	0	0
	Refl.	0	0	0	0	3	7	21	25	13
Σ	Einf.	15	12	29	45	31	33	63	30	3
	Refl.	0	1	1	3	8	21	98	92	37

Das Ergebnis ist ziemlich eindeutig. Die Durchschnittsgrößen für den Einfallswinkel bilden eine schwankende, wenig charakteristische Reihe. Ganz anders die Reflexionswinkel. Hier haben wir eine sehr bedeutende Steigerung der Frequenz für die Winkel, die zwischen 60° und 80° liegen.



Textfig. A. Verteilung der Winkelgrößenfrequenz auf Grund der Durchschnittswerte der Tabelle IV. Auf der x-Achse sind Winkelkategorien, auf der y-Achse die zugehörigen Frequenzen aufgetragen. Die unterbrochene Linie bedeutet die Einfalls-, die ausgezogene — Reflexionswinkel.

Diese Verhältnisse veranschaulicht die nebenstehende Kurve.

Die beiden Gipfel der Kurve für Einfallswinkel erklären sich einfach dadurch, daß in unseren Tabellen Quadrat und Kreis stark überwiegen (aus 21 Versuchen, aus welchen sich die Tabellen I—III zusammensetzen, wurden 8 in kreisförmigen, 7 in quadratischen und 6 in verschiedenen anderen Behältern ausgeführt). Die häufigste Winkelgröße im Kreis liegt zwischen 60° und 70°, im Quadrat — zwischen 30° und 40° und eben für diese beiden Winkelkategorien weist die Kurve ein Maximum auf. Sonst ist der Verlauf derselben wenig charakteristisch und zeigt deutlich, daß jede Winkelkategorie im Verhalten des *Paramaecium* ungefähr gleich wahrscheinlich ist. Ein wesentlich anderes Bild zeigt die Kurve für Reflexionswinkel. Ihr schöner durchaus regelmäßiger Verlauf beweist, daß unabhängig von der Form des Behälters, in der regelmäßigen Bewegung unseres Infusors die Winkel zwischen 60° und 80° kolossal überwiegen.

Weiterhin wird dieser Schluß gestützt durch die Beobachtung, daß in kreisförmigen Behältern, und zwar ganz unabhängig von deren Größe, die Paramäcien stets eine ziemlich regelmäßige achteckige Figur zu beschreiben pflegen. Wenigstens in Behältern von 3—60 mm Durchmesser bildet dieser Typus des Verhaltens eine durchgreifende Regel. Nun beträgt der innere Winkel eines regel-

mäßigen Achtecks 135°, dessen Hälfte, die dem Einfallswinkel entspricht — 67,5°. Wie früher erwähnt, pflegt der Reflexionswinkel stets etwas größer zu sein, als der zugehörige Einfallswinkel. Somit und in Übereinstimmung mit allen früheren Ergebnissen läßt sich der Schluß ziehen, daß die Größe des Reflexionswinkels im typischen Idealfalle eine konstante ist und ca. 70° beträgt.

Ist dieser Schluß richtig, so müssen wir imstande sein, die Bahn des *Paramaecium* im Behälter jeder beliebigen Form theoretisch vorauszubestimmen. Um eine solche theoretische Bahn zu konstruieren, wählen wir einen beliebigen Punkt der Tropfenperipherie und eine bestimmte allgemeine Bewegungsrichtung. Mit diesen zwei Daten wird die Konfiguration der Bahn endgültig determiniert. Von dem gewählten Punkte ziehen wir in gewählter Richtung eine Gerade, die einen Winkel von 20° (gleich einem Reflexionswinkel von 70°) mit der Tropfenwand bildet. Die Gerade schneidet die Tropfenperipherie in irgendeinem Punkte, in welchem wir wiederum einen Winkel von 20° konstruieren usw. Die Fig. 16 u. 17 geben eine solche theoretische Bahn für Quadrat und Sechseck wieder. Ein Vergleich mit Fig. 8 u. 10 zeigt tatsächlich eine große Übereinstimmung der Erwartung mit der Beobachtung. Es war von Interesse die Bahn für eine Figur etwas abweichender Form vorauszusagen und ihre Übereinstimmung mit der Erfahrung zu prüfen. Fig. 18—21 bilden einen Beleg dafür, wie genau diese Übereinstimmung sein kann.

Interessant sind einige geometrische Konsequenzen. Es läßt sich leicht beweisen, daß in symmetrischen Figuren, deren innere Winkel mehr als 70° betragen, die Bahn des *Paramaecium*, eine Konstanz des Reflexionswinkels vorausgesetzt, der Tropfenperipherie geometrisch ähnlich sein muß. Im Grenzfalle, also wenn einer der Winkel 70° beträgt, wird das Infusor, nach einer Reflexion von der einen Seite dieses Winkels, die andere Seite senkrecht (Einfallswinkel gleich 0°) anstoßen. Diesen Fall sehen wir in Fig. 12 verwirklicht, wo die beiden spitzen Winkel je 70° betragen. Die Zusammenstöße 2, 5, 6, 9 und 10 entsprechen dieser Forderung ziemlich genau, natürlich insofern, als eine mathematische Genauigkeit von einem Organismus verlangt werden darf.

Sind die Winkel kleiner als 70°, so wird eine Reflexion gegen die Winkelspitze zu erfolgen und nach einer Reihe von Reflexionen muß das *Paramaecium* in die Winkelenge geraten, wo es die beiden Winkelseiten zugleich berührt, was eine Unregelmäßigkeit der Bahn verursacht. Dies eben ist die Ursache des abweichenden Verhaltens

im Dreieck, denn das regelmäßige Dreieck unterscheidet sich von allen übrigen von uns untersuchten Figuren darin, daß seine inneren Winkel je 60° betragen. Diesen Fall haben wir bereits in der Fig. 15 kennen gelernt.

Die Übereinstimmung aller dieser Erwartungen mit Tatsachen liefert den endgültigen Beweis, daß der Reflexionswinkel eine konstante Größe besitzt, die ca. 70° beträgt. Dieses „typische“ Verhalten ist keine Abstraktion und keine künstliche der Statistik entnommene Durchschnittsfolgerung, weil sich jedes *Paramaecium*-Individuum zwingen läßt, unter bestimmten Bedingungen (vgl. S. 51) eine diesem Typus entsprechende Bahn zu beschreiben.

Die erste in der Einleitung aufgeworfene Frage nach dem Wesen der Bewegungsregelmäßigkeit können wir jetzt beantworten:

1. Das Wesen der regelmäßigen Bewegung eines *Paramaecium* besteht in der Konstanz des Reflexionswinkels. Derselbe beträgt ca. 70° und bleibt von dem Einfallswinkel, der Form und der Größe des Behälters unabhängig.

2. In symmetrischen Figuren, deren sämtliche Winkel $> 70°$ sind und die Seitenzahl 8 nicht übertrifft, beschreibt das Infusor eine der Tropfenperipherie geometrisch ähnliche Bahn.

3. Wenn einige Winkel der Figur 70° betragen, so stoßt das Infusor nach einer Reflexion von der einen Seite dieser Winkel die andere senkrecht an.

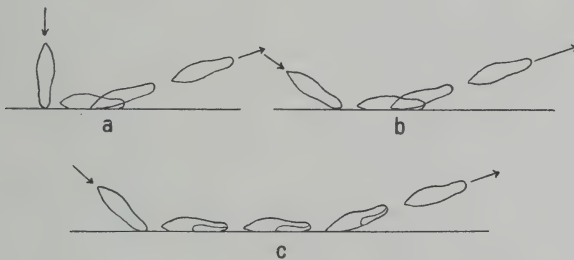
4. Betragen einige Winkel weniger als 70°, so gerät das Infusor nach einigen Reflexionen in die Winkelenge, wo meist eine unregelmäßige Reflexion erfolgt.

5. Nur der erste Einfallswinkel besitzt eine zufällige Größe. Die Konstanz des Reflexionswinkels vorausgesetzt, sind alle übrigen Einfallswinkel eine Funktion der Behälterform.

6. Auf Grund der Konstanz des Reflexionswinkels läßt sich die Bahn in jeder beliebigen Figur theoretisch voraussagen.

Die Unabhängigkeit des Reflexionswinkels von dem Einfallswinkel zeigt, daß es sich hier um keine Reflexionen im Sinne der Optik oder Mechanik handelt. Ein negativer Reflexionswinkel ist für einen elastischen Körper Sache der Unmöglichkeit. Vielmehr ist die Konstanz des Reflexionswinkels ein Ausdruck für den Cilienmechanismus. Eine Beobachtung erlaubt uns die Sache mehr physiologisch zu betrachten. Bei regelmäßiger Bewegung folgt jedem Zusammenstoß des Infusors mit der Tropfenwand eine enge Anschmiegung des ganzen *Paramaecium*-Körpers an die Wandung und zwar ganz unabhängig von der Größe des Einfallswinkels. Ich

habe wiederholt beobachtet, wie das Infusor, nachdem es die Wand angestoßen hatte, an derselben mehrere Sekunden, sogar einige Minuten haften bleibt. Dies hindert das Tierchen nicht, bei nachträglicher Reflexion die typische Größe des Reflexionswinkels einzuhalten. Diese Tatsache schließt jeden Einfluß des Einfallswinkels aus. In einigen Fällen habe ich festgestellt, daß nach dem Anstoßen der Wandung das Infusor sich eine kurze Strecke der Wand entlang fortbewegt (Textfig. B c), indem es die Wand mit den Cilien einer Körperseite berührt. In diesen Fällen bleibt immer die Peristomseite der Wandung zugekehrt. Ob auch bei flüchtiger Berührung die Wand mit dem Peristomfeld angestoßen wird, kann ich nicht



Textfig. B. Mechanismus der Reflexion.

entscheiden, da die Bewegung eine sehr schnelle ist, insbesondere bei einer Vergrößerung, die das Peristom deutlich zu unterscheiden erlaubt, halte es jedoch für sehr wahrscheinlich. Aus Jenning's klassischen Untersuchungen wissen wir, daß das Peristom den empfindlichsten Teil des Infusorienkörpers bildet, somit wäre es möglich, daß dasselbe zum Antasten der Wand verwendet wird. In diesem Falle aber ließe sich die Konstanz des Reflexionswinkels, sowie dessen Unabhängigkeit von dem Einfallswinkel einfach erklären. Die Cilien des Peristoms sind kräftiger, als die Cilien der aboralen Körperseite und bewirken im normalen Schwimmen eine ununterbrochene Abwendung des Vorderkörpers von der Kursrichtung. Durch die Rotation wird diese Abwendung immer korrigiert. Nach einem Zusammenstoß des Vorderkörpers mit der Tropfenwand hört die Rotation auf. Das Infusor schmiegt sich mit der Peristomseite der Wandung an und erst dann erfolgt die Reflexion. Die Konstanz des Reflexionswinkels bildet einen äußeren quantitativen Ausdruck für das Überwiegen der Peristomcilien im Verhältnis zu den Cilien der aboralen Körperseite. Nach der Reflexion setzt sofort die Rotationsbewegung ein und die Bahn wird eine geradlinige. Das Über-

wiegen der Peristomcilien bewirkt, daß jetzt die Längsachse des Infusorienkörpers einen Winkel von 20° mit der Wand bildet.

Zum Schluß noch eine terminologische Bemerkung. Es dürfte, glaube ich, dem Begriff und der Definition des Tropismus entsprechen, wenn wir die beschriebenen regelmäßigen Bewegungen der Kategorie des negativen Thigmotropismus zurechnen. Der Zusammenstoß mit der Wandung bildet einen Reiz, der die Bewegungsrichtung beeinflußt, und zwar erfolgt die Bewegung von der Reizquelle weg.

Die unregelmäßige Bewegung.

Sämtliche beschriebene Tatsachen lassen sich kurz dahin zusammenfassen, daß der Reflexionswinkel eine konstante Größe besitzt. Alles übrige ist nur eine rein geometrische Konsequenz. Die Tatsache selbst ist insofern interessant, als sie uns ein sehr geringes Maß der Variabilität der Paramäcien zeigt. Dies steht im Widerspruch mit der allgemein anerkannten und von so vielen Autoren vertretenen Ansicht, daß die Paramäcien in jeder Hinsicht ungemein stark variieren. Wenn man jedoch die weitgehende, ich möchte fast sagen hartnäckige Konstanz der *Paramaecium*-Arten, die wohl auf der ganzen Erdoberfläche vorkommen, in Betracht zieht, wird die Vermutung gerechtfertigt, daß die in Versuchsbedingungen auftretende Variabilität doch nicht genotypisch begründet ist, sondern sich auf eine unvollkommene Ausgleichung der Außenbedingungen zurückführen läßt. Es wäre vielleicht angezeigt, die Sache noch nicht als erledigt zu betrachten und doch zu versuchen, eine vollkommenere Methodik des Ausgleiches der Bedingungen auszuarbeiten.

Biologisch weit interessanter und wichtiger als die regelmäßige Bewegung ist das unregelmäßige Schwimmen der Infusorien. Die Konstanz des Reflexionswinkels erklärt nur einen kleinen Bruchteil des Verhaltens. Die eingangs formulierten Fragen bleiben ohne Antwort. Warum und unter welchen Bedingungen ändert das Infusor den Bewegungscharakter? Warum ist die Bewegung nicht immer regelmäßig und warum müssen wir oft das Infusor geradezu zwingen, eine regelmäßige Bewegung auszuführen?

Wenn das Infusor nach einem drei Minuten währenden Aufenthalt im gegebenen Gefäß seine Schwimmbahn der Tropfenperipherie anpaßt, so drängt dies die Vermutung auf, *Paramaecium* gewöhne sich an die Form des Behälters. So willkommen dieser Schluß wäre, muß er in Anbetracht der schon beschriebenen Tatsachen abgelehnt werden. Unser Infusor schwimmt anders im kreisförmigen

Behälter, als im quadratischen oder sechseckigen, aber der Unterschied bezieht sich lediglich auf die Konfiguration der Bahn. Das Wesen des Verhaltens, welches in einer Konstanz des Reflexionswinkels besteht, bleibt überall dasselbe. Übrigens läßt sich die Sache durch einen einfachen Kontrollversuch endgültig erledigen.

Je ein Infusor wurde in Behältern verschiedener Gestalt untergebracht und nach drei Minuten kam jedes in ein kreisrundes Gefäß. Ohne jedes Zögern begannen sämtliche Infusorien sofort ein regelmäßiges Achteck zu beschreiben. Diesen Versuch habe ich verschiedenartig variiert, aber das Ergebnis blieb stets dasselbe. Sobald das Infusor in irgendeinem Behälter die regelmäßige Bewegung auszuführen beginnt, ist dasselbe mit einem Schlag an jede Behälterform angepaßt, also wird jetzt in einem Quadrat ein Quadrat und in einem Sechseck ein Sechseck beschreiben, obwohl diese letzten Behälterformen dem Infusor ganz unbekannt waren. Also gewöhnt sich das *Paramaecium* nicht an eine bestimmte Behälterform, sondern es gewöhnt sich an die Konstanz des Reflexionswinkels. Alles übrige ist nur eine geometrische Folge.

Es ist hier vielmehr eine ganz andere Möglichkeit in Betracht zu ziehen. Binnen erster 1—2 Minuten wird die Wand vermieden und es erfolgt eine Kursänderung, noch bevor die Wand berührt wird. Es wäre also möglich, daß die Wandung einen negativ tropischen Einfluß ausübt und so die Infusorien eine zeitlang fernhält. Nach einigen Minuten erfolgt eine Diffusion der tropisch wirksamen und an der Wand etwa infolge unvollkommener Reinigung haftenden Stoffe und die Bewegung wird eine regelmäßige. Folgende Versuche und Überlegungen klären die Sache auf.

1. Die Wand aus Paraffin könnte etwas wasserlöslich sein und die Bewegungen chemisch beeinflussen. In diesem Falle aber müßte ihre vermutliche Wirkung mit der Zeit zunehmen, was nicht zutrifft, indem eben in der ersten Zeit des Aufenthaltes im Behälter die Wand vermieden wird. In kreisrunden Behältern aus Glas, die mit aller möglichen Sorgfalt gereinigt wurden, habe ich stets genau dasselbe Verhalten beobachtet. Anfangs wird die Wand vermieden, nach ca. 2 Minuten wird sie ziemlich unregelmäßig angestoßen und nach 3 Minuten setzt die typische regelmäßige Bewegung ein.

2. Einen kreisrunden Glasbehälter habe ich mit der dem Kulturgefäß entnommenen Flüssigkeit gefüllt und dieselbe ca. 5 Minuten lang stehen gelassen. Erst nachher wurde ein Infusor hineingelassen. In diesem Falle müßten sich alle an der Grenze von Glas und Flüssigkeit vorhandene Bedingungen ebenso verändern, wie sie das

im gewöhnlichen Infusorienversuch tun und es wäre eine sofortige Einsetzung der regelmäßigen Bewegung zu erwarten. In Wirklichkeit aber kommt das typische Verhalten zur Beobachtung, also eine Vermeidung der Tropfenwand, das Rückwärtsschwimmen, negative Reflexionswinkel u. dgl., und erst nach 3 Minuten erfolgt eine Anpassung. In diesem Versuch wurden die Außenbedingungen ausgeglichen, und doch war das Verhalten ein verschiedenes.

3. Wird ein flacher Tropfen, ohne jede spezielle Wandung auf einen gewöhnlichen Objektträger gebracht und ein Infusor daselbst hineingelassen, so kommt abermals dasselbe Benehmen zur Beobachtung. Genau dasselbe geschieht in einem Uhrschälchen, das eine verhältnismäßig sehr bedeutende Flüssigkeitsmenge enthält. In beiden Fällen erfolgt eine Anpassung an den Flüssigkeitsrand erst nach 3 Minuten. Hier ist keine besondere Wandung, die etwa chemotropisch wirken könnte vorhanden und alle Varianten des Versuchs haben nur das Vorhandensein irgendeines Randes gemeinsam, obwohl die physikalisch-chemischen Eigenschaften desselben ganz verschieden sind.

4. Wie schon hervorgehoben wurde, beginnen die Paramäcien nach einem Aufenthalt von 3 Minuten in irgendeinem Behälter, in jedem beliebigen Behälter sofort die regelmäßige Bewegung auszuführen. Der Versuch kann etwas abgeändert werden. In einem kreisrunden Behälter wird ein Infusor untergebracht. Nach 3 Minuten wird ein zweiter ebensolcher Behälter mit der dem Kulturgefäß frisch entnommenen Flüssigkeit (die auch den Inhalt des ersten Behälters bildet) gefüllt und das Infusor daselbst übertragen. Jetzt befindet sich das Infusor genau unter denselben Bedingungen, welche es vor 3 Minuten hatte und es ist eine 3 Minuten währende Anpassung zu erwarten. Dennoch beginnt das *Paramaecium* sofort die regelmäßige Kreisbewegung auszuführen. Hier ist kaum der Schluß abzulehnen, daß irgendwelche Veränderungen im Infusor selbst stattgefunden haben.

5. Bei Massenbeobachtung dauert die einmal hervorgerufene regelmäßige Bewegung nur wenige Minuten. Später beginnen die Reflexionswinkel stärker zu variieren. Nach 10—15 Minuten pflegen sich die Infusorien an irgendeinem Punkte des Behälters thigmotropisch anzusammeln, wobei sie stundenlang ohne jede sichtbare Bewegung verbleiben können. Wenn man nach dem eingetretenen Festhaften der Tierchen den Tropfen mischt, oder die Paramäcien irgendwie reizt, so beginnt die ganze Anpassung von neuem. Es wird wiederum die Wand vermieden, es erfolgen negative Reflexionen

das Schwimmen nach gebogenen Linien usw., mit einem Worte, es wiederholt sich das für jeden Versuchsanfang typische Benehmen, welches nach 3 Minuten und nach einer schwachen Reizung in die ebenso typische regelmäßige Bewegung übergeht. Die Infusorien haben alles vergessen, was sie gelernt hatten! Das Vorhandensein einer chemotropisch wirksamen Wand vermag dies Verhalten kaum zu erklären.

6. Die unmittelbar dem Kulturgefäß entnommenen Paramäcien sind gegen chemische Reize ziemlich wenig empfindlich. Nach Jennings bekommt man erst dann deutliche chemotropische Ansammlungen, wenn die Infusorien ordentlich durchlüftet worden sind. Schwache Lösungen von Essigsäure, $K_2Cr_2O_7$ und $FeCl_3$ bedingen sehr schöne positiv chemotropische Ansammlungen der Infusorien, die mit einer Pipette etwa 1 Minute lang durchlüftet worden waren. Unter denselben Bedingungen liefert KOH ein negativ chemotropisches Bild. Ich habe nun wiederholt beobachtet, daß dieselben Lösungen ganz unwirksam bleiben, wenn man sie auf frisch genommene Paramäcien einwirken läßt. Das Infusor schwimmt durch den hineingelassenen (nach Jennings' Methode) Tropfen der Lösung ohne auch eine Spur der Reaktion zu zeigen. Somit wird der chemotropische Einfluß der Wand, als Ursache des Verhaltens, zumindestens unwahrscheinlich, zumal die Wand am Anfang des Versuches, also wenn die Infusorien gegen chemische Reize am wenigsten empfindlich sind, vermieden wird.

Aus allen angeführten Versuchen kann gefolgert werden, daß die Tropfenwand von den Infusorien einfach wie ein fremder Körper bzw. ein Bewegungshindernis perzipiert wird. Nach Schaeffer reagieren die Amöben auf Quarzkörner, ohne dieselben zu berühren, was ein Gegenstück zum Verhalten der Paramäcien bildet. Vielleicht stoßt das Infusor beim Schwimmen eine Art Wasserwelle vor sich, die in der Wandnähe reflektiert wird und das Tierchen irgendwie reizt. Solange wir keine konkreten Angaben besitzen, wäre es zwecklos darüber zu spekulieren. Eines steht fest: das Vermeiden der Tropfenwand läßt sich durch Chemotropismus nicht erklären. Verschiedenes Verhalten bei ausgeglichenen äußeren Bedingungen veranlaßt uns die Ursache der Verschiedenheit im Zustande des Infusors selbst zu suchen.

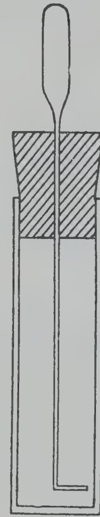
Die soeben erwähnte geringe Empfindlichkeit der dem Kulturgefäß frisch entnommenen Infusorien gegen chemische Reize, sowie Steigerung dieser Empfindlichkeit nach Durchlüftung drängt die Vermutung auf, daß der Bewegungscharakter in erster Linie von

den Sauerstoffverhältnissen abhängt. Aus Arbeiten von Pütter, Woodruff, Fine und aus neueren Untersuchungen von Frl. Gutman, Błędowski und Zweibaum, sowie abermals von Zweibaum wissen wir, daß eine reichliche gut ernährte Kultur nahezu keinen Sauerstoff enthält, dafür aber reichlich Schwefelwasserstoff ausscheidet. Die Infusorien begnügen sich mit der verhältnismäßig geringen Sauerstoffmenge, die in der Flüssigkeit in 5—8 mm Tiefe vorhanden ist. Hier pflegen auch die Paramäcien einen unbeweglichen Ring an der Gefäßwand zu bilden. Offenbar enthalten die bezüglichen Flüssigkeitsschichten eine optimale Sauerstoffkonzentration. Wird jetzt ein Infusor in einen flachen Tropfen von kaum 1 mm Tiefe übertragen, so erfolgt eine rapide Diffusion des Sauerstoffs aus der Luft und die Konzentration desselben erreicht nach drei Minuten einen Grad, der das Zustandekommen der regelmäßigen Bewegung gestattet. Folgende Versuche beweisen die Bedeutung des Sauerstoffs für das Zustandekommen des regelmäßigen Schwimmens.

1. Werden die Infusorien sofort nach Übertragung in einen kreisrunden Versuchsbehälter mit einem Deckglas blasenfrei verschlossen, so dauert die unregelmäßige Bewegung wesentlich länger als in einem offenen Tropfen. Selbst nach 3 Minuten ist das typische Vermeiden der Tropfenwand zu sehen, was sonst niemals vorkommt. Freilich ist diese Versuchsmethodik etwas primitiv, da bei Übertragung selbst die Sauerstoffverhältnisse eine Veränderung erleiden müssen. Dennoch zeitigt sie ein interessantes Ergebnis. Wird nämlich nach 3 Minuten das Deckgläschen weggenommen und der Tropfen geöffnet, so bleibt die Bewegung unregelmäßig und erst nach weiteren 3 Minuten, sowie einer Reizung erfolgt die Anpassung an die Behälterwand. Innerhalb erster 3 Minuten, also im geschlossenen Tropfen, verhielten sich die Paramäcien ebenso, wie sie das in allen früheren Versuchen getan haben, wobei allerdings hervorzuheben ist, daß die Tropfenwand nach 3 Minuten nicht von allen Individuen vermieden war. Also sind das Übertragen selbst sowie der Aufenthalt im kreisrunden Behälter an sich unvermögend, eine regelmäßige Bewegung auszulösen, und es ist noch eine stärkere Sauerstoffzufuhr notwendig.

2. Wenn die dem Kulturgefäß frisch entnommenen Infusorien binnen 30—40 Sekunden einer starken Aeration (vermittels einer Kapillarpipette im Uhrschälchen) ausgesetzt und dann in ein kreisrundes Gefäß (7 mm Durchmesser) übertragen werden, so tritt sofort die typische regelmäßige Bewegung auf.

3. Ein Kontrollversuch zeigt, daß es sich hierbei nicht um eine Wirkung des mechanischen Reizes, sondern um die Sauerstoffzufuhr handelt. Eine Eprouvette mit flachem Boden, 1×4 cm Größe, wurde mit *Paramaecium*-Kultur gefüllt und vermittels eines Korkstöpsels blasenfrei verschlossen. Der Stöpsel war von einem Kapillarröhrchen von ca. 0,5 mm Dicke durchsetzt, wobei das Röhrchen bis zum Boden des Gefäßes reichte und am Ende rechtwinklig gebogen und zugeschmolzen war (Textfig. C). Durch Hinaufziehen, Versenken und Drehen des Röhrchens könnte der Inhalt des Gefäßes ordentlich durchgemischt werden, ohne daselbst Luft einzulassen. In diesem Gefäß blieben die Infusorien 3 Stunden lang, um sicher zu sein, daß sie den gesamten Sauerstoffvorrat verbraucht hatten. Anfangs sammeln sich die Tierchen oben, später zerstreuen sie sich in der ganzen Flüssigkeit. Jetzt wurden die Paramäcien binnen 3 Minuten ununterbrochen gemischt, dann das Gefäß rasch geöffnet und eine Probe in ein kreisrundes Versuchsgefäß (7 mm Durchmesser) übertragen. Es begann die typische unregelmäßige Bewegung, die erst nach 3 Minuten, wie immer, in eine regelmäßige überging. Um womöglich alle Bedingungen auszugleichen, wurde ein zweites ebensolches Gefäß mit Paramäcien 3 Stunden lang verschlossen gehalten. Nach dieser Zeit öffnete ich die Eprouvette und mischte deren Inhalt 3 Minuten lang mit demselben Kapillarröhrchen. Wurden jetzt die Infusorien in den runden Versuchsbehälter übertragen, so begann sofort die regelmäßige Bewegung.


Textfig. C.

Das Ergebnis ist unzweideutig und zeigt, daß die Sauerstoffzufuhr eine führende Rolle im Zustandekommen der regelmäßigen Bewegung spielt.

4. In einem Uhrschälchen, ca. 3 cm^3 Kulturflüssigkeit mit Infusorien enthaltend, pflegt die regelmäßige Bewegung oft ohne jede Reizung nach 3 Minuten einzutreten. Sie tritt ganz sicher ein, wenn eine Portion der Infusorien mit einem 3—5 fachen Volum gewöhnlichen Leitungswassers verdünnt wird. Dagegen bleibt die regelmäßige Bewegung längere Zeit aus, und zwar trotz der Reizung, wenn zur Verdünnung frisch abgekochtes Leitungswasser verwendet wird.

5. Ein einzelnes *Paramaecium*, in Leitungswasser gebracht, beginnt sofort die regelmäßige Bewegung auszuführen. In allen Fällen entscheidet somit die Sauerstoffkonzentration.

Die angeführten Tatsachen erlauben viele Einzelheiten im Verhalten des *Paramaecium* zu verstehen. Die regelmäßige Bewegung sowie die Konstanz des Reflexionswinkels treten ein, sobald genug Sauerstoff vorhanden ist. Im Kulturgefäß bleibt die Bewegung dauernd unregelmäßig und es sind daselbst ohne Mühe das Vermeiden der Gefäßwand und die negativen Reflexionswinkel zu beobachten, weil die Kulturflüssigkeit sehr wenig Sauerstoff enthält. Wird ein Infusor in einen flachen Tropfen übertragen, so erfolgt eine Diffusion des Sauerstoffs von außen und nach 3 Minuten ist eine Konzentration desselben erreicht worden, die das regelmäßige Verhalten ermöglicht und auslöst. Wenn man in ein Versuchsgefäß Kulturflüssigkeit bringt und erst nach 3 Minuten ein Infusor hineinläßt, so tritt die regelmäßige Bewegung nicht sofort, sondern nach weiteren 3 Minuten ein. Hier ist die Sauerstoffkonzentration dieselbe, welche ein Infusor nach 3 Minuten während des Aufenthaltes im frisch genommenen Tropfen zur Verfügung hat, jedoch ist das Ergebnis ein verschiedenes, indem dieses zweite Infusor eine regelmäßige Bewegung ausführt. Dies zeigt, daß nicht die Sauerstoffzufuhr von außen her, sondern die Diffusion des Sauerstoffes in den *Paramaecium*-Körper für das Zustandekommen der regelmäßigen Bewegung maßgebend ist. Enthält das Milieu sehr viel Sauerstoff, wie z. B. das kalte Leitungswasser, so kann diese Diffusion sehr rasch eintreten und die Kreisbewegung auslösen. Wie schon hervorgehoben, pflegen sich die Infusorien in allen Versuchsgefäßen nach 10—15 Minuten thigmotropisch anzusammeln, wobei nach einer Reizung eine 3 Minuten währende Anpassung an die Behälterperipherie eintritt. In diesem Falle befanden sich die Tierchen in einem O-armen Milieu, indem sie, in einem dichten Haufen beisammen sitzend, den O-Vorrat im betreffenden Tropfenteil verbraucht hatten. Wird jetzt der Tropfen gemischt, so befinden sich die Paramäcien unter denselben Bedingungen, die sie am Anfang des Versuchs hatten, und sie werden auch dasselbe Verhalten zeigen.

In einem Worte liefert uns der Sauerstoff eine einfache Erklärung vieler Tatsachen im Verhalten des Infusors. Er ermöglicht uns das ganze Benehmen desselben als eine Funktion der äußeren Bedingungen aufzufassen.

Wird damit unsere Aufgabe erschöpft?

Deutung der Versuchsergebnisse.

Motto: „Man fördert eine Sache oft auch dadurch, daß man den Mut zu Fehlern hat und ein klares Aussprechen seiner vielleicht irrigen Meinung nicht scheut."
E. Dacqué.

Es kann als erwiesen gelten, daß sich die Paramäcien bei O-Abwesenheit anders verhalten als in einem O-haltigen Medium. Es muß jedoch hervorgehoben werden, daß der Sauerstoffgehalt nur einen allgemeinen, diffusen Faktor darstellt. Die Reaktionen des Infusors dagegen sind immer streng lokalisiert und es gilt die Ursache jeder einzelnen Kursänderung aufzufinden. Der Sauerstoffgehalt bildet demnach eine allgemeine Bedingung der regelmäßigen Bewegung, diese Bewegung aber kommt nicht durch Sauerstoff, sondern durch den Cilienmechanismus zustande. Hier ist der jeweilige Zusammenstoß des Infusors mit der Tropfenwand die verlangte lokale Bedingung jeder Kursänderung. Anders aber bei unregelmäßiger Bewegung. Dieselbe findet in Abwesenheit von Sauerstoff statt, somit kann der Sauerstoff nicht als Ursache oder Bedingung herangezogen werden. In diesem Falle muß abermals jede einzelne Wendung des *Paramaecium* eine bestimmte lokale Ursache haben, und dieselbe besteht ohne Zweifel in irgendeiner Heterogenität des Mediums. Sollte es uns gelingen, das Wesen dieser Heterogenität zu ermitteln, würden wir einen genauen Parallelismus zwischen den Veränderungen der Umgebung und dem jeweiligen Verhalten feststellen können.

Damit wäre die Aufgabe eines Physiologen erschöpft. Denn für den heutigen Physiologen bleibt der Organismus nur ein empfindlicher Indikator, mit dessen Hilfe er verschiedene physikalische und chemische Konstellationen untersucht. Als Problem interessieren ihn nur die letzteren, wogegen der Organismus selbst lediglich als ein methodologisches Hilfsmittel betrachtet wird.

Für einen Biologen dagegen wirkt der Reiz nicht in den leeren Raum, sondern eben auf den Organismus, und die Ursachen der Reaktion sind im Organismus selbst zu suchen. Schon wiederholt haben wir gesehen, daß der möglichst vollkommene Ausgleich der Außenbedingungen nicht notwendigerweise einen Ausgleich der Reaktion zu bedeuten braucht. Das Verhalten wird erst verständlich, wenn wir den Zustand des Organismus berücksichtigen.

Ich erlaube mir ein drastisches Beispiel vorzuführen. Herr N. geht längs der Straße x und bei der Straße y biegt er nach rechts um. Warum hat er dies getan? Die Antwort kann eine zweifache sein. Sie kann z. B. lauten: „weil der Herr N. in der Straße y wohnt“. Sie könnte jedoch auch anders ausfallen: „weil die Muskeln des linken Beines stärker zu arbeiten begannen und eine Kursrichtung bedingt hatten“. Sie begannen aber zu arbeiten, weil der Herr N. das weiße Haus auf der Ecke der Straße y bemerkt und dadurch diese Straße erkannt hatte. Die Ursache seines Benehmens werden wir somit in einem optischen Reiz suchen müssen. Jede Handlung des Menschen muß unbedingt irgendeinen äußeren Reiz zur Ursache haben, aber dieser Reiz allein vermag noch nicht das volle Benehmen verständlich zu machen, denn es sind noch innere Ursachen der Handlung, Motive derselben zu berücksichtigen. Ohne Motive kommen wir nicht aus, denn Hunderte von Leuten empfangen auf der Ecke der Straße y denselben optischen Reiz und biegen dennoch nicht nach rechts um. Es ist hier ganz besonders zu beachten, daß diese Motive durch objektive Beobachtung bzw. durch Experiment ermittelt werden können. Sobald wir die Lebensbedingungen des Herrn N. genau kennen, werden wir wissen, warum er nach rechts gegangen ist. Und wenn von den zwei nebeneinander in derselben Richtung gehenden Leuten bei der Straße y einer nach rechts, der andere dagegen nach links umbiegt, so werden wir die Ursache der Verschiedenheit des Verhaltens sicher nicht in der Verschiedenheit der äußeren Reize, sondern in den verschiedenen Motiven der Handlung suchen.

Ich sehe keinen Grund, das Verhalten des *Paramaecium* anders zu beurteilen. Hier sehen wir nur Reize, und die Tatsachen zwingen uns zu folgern, daß diese Reize an sich unvermögend sind, das volle Benehmen des Infusors verständlich zu machen. Es sind auch hier gewisse Motive der Handlung heranzuziehen und diese Motive werden wir kennen, sobald wir die normalen Lebensbedingungen des Infusors erkannt haben. Mag man in öffentlichen Vorträgen und populären Schriften jede Zweckmäßigkeit leugnen, dies finde ich angezeigt und pädagogisch wichtig, aber in einer speziellen, für Fachgenossen bestimmten Arbeit können wir ruhig zugeben, daß die Zweckmäßigkeit oft eine vortreffliche Arbeitshypothese bildet. Jede Reaktion in den künstlichen Versuchsbedingungen muß einen bestimmten Sinn haben, sobald man dieselbe auf normale Lebensbedingungen bezieht. Das Infusor kennt nicht viel, aber alles, was es kennt, hat einen bestimmten Sinn.

In der modernen Tierpsychologie hat sich eine etwas seltsame Mode eingebürgert. Selbst die Ultramechanisten, für welche der Organismus nur einen Bündel von Tropismen und Reaktionen darstellt, bedienen sich auf jedem Schritt psychologischer Termini. Man spricht von dem „Wahlvermögen“ der Infusorien, von „Entscheidung“, „Gedächtnis“, „Hunger“ und „Sättigung“, wobei die betr. Ausdrücke stets in Anführungszeichen gebraucht werden. Auf diese Art entkräftet man den Einwand der Fachpsychologen, die jederzeit bereit sind, mit Bewußtsein, Introspektion und Analogieschluß hervorzutreten, denn die Anführungszeichen beweisen, daß der betr. Autor sich der Unwissenschaftlichkeit der gebrauchten Ausdrücke wohl bewußt bleibt. Sollte nun einmal das Vorhandensein psychischer Zustände bei den Infusorien nachgewiesen werden, werden wir vernehmen, daß die psychologischen Ausdrücke doch gebraucht wurden. Sollte sich im Gegenteil herausstellen, daß die Infusorien keine Psyche besitzen, wird man sagen, daß die psychologischen Termini doch in Anführungszeichen gebraucht worden waren. Für irgendeine Ansicht wird man sich aber entscheiden müssen, und das Vorhandensein psychologischer Begriffe selbst in ultramechanistischen Arbeiten liefert den besten Beweis, daß diese Begriffe notwendig sind.

Um einen Einblick in die Motive (ohne Anführungszeichen!) der *Paramaecium*-Handlungen zu gewinnen, werden wir somit die normalen Lebensbedingungen des Infusors zu betrachten haben. *Paramaecium* lebt in stehenden Gewässern, wo es gewöhnlich in der Nähe der Wasseroberfläche zu schwimmen pflegt (negativer Geotropismus). Der Sauerstoffgehalt des umgebenden Mediums ist ein bedeutender, jedenfalls ein viel größerer als derjenige einer Laboratoriumkultur. Das Infusor schwimmt umher, durch die ganze Kraft seines Cilienmechanismus getragen. Es sucht die Nahrung. Wie wir wissen, ist unter diesen Bedingungen die Bewegung eine automatische und eine regelmäßige, mit Einhaltung der geradlinigen Bahn und des konstanten Reflexionswinkels. Zugleich ist jetzt das Infusor gegen chemische Reize besonders empfindlich.

Die Wasserstoffionen in bestimmten Konzentrationen rufen einen positiven Chemotropismus hervor. Dies hat einen sehr bestimmten Sinn, denn Wasserstoffionen entstehen bei jeder Fäulnis und zugleich vermehren sich bei jeder Fäulnis reichlich verschiedene Bakterien, welche unserem Infusor als Nahrung dienen. *Paramaecium* schwimmt den Säuren zu, weil seit Jahrtausenden die Säure mit Bakterien örtlich verknüpft war und eine entsprechende Anpassung des

Organismus entstehen mußte. Hier bildet die Säure eine effektive Ursache der Kursänderung, sobald das Infusor der Säure zu umbiegt. Stillung des Hungers dagegen wäre das entsprechende Motiv. Nur die beiden zusammen liefern eine genügende Erklärung des Verhaltens.

In der Nähe von Bakterien muß das *Paramaecium* sein Verhalten abändern. Sollte auch jetzt die regelmäßige Bewegung erfolgen, würde das Infusor die bakterielle Zone bald verlassen. Dies zeigen deutlich unsere Figuren. Versuchen wir im Quadrat, Fünfeck, Sechseck, Trapez usw. eine Seite wegzunehmen, so wird das Infusor schon nach wenigen Reflexionen nach außen gelangen. Irgendwo im Wasserpflanzengewirr würde dasselbe geschehen müssen, und deshalb ist das Infusor gezwungen, sein bisheriges Verhalten aufzugeben. Die Bewegungen des Infusors werden verlangsamt, die Bahn wird eine gekrümmte, es wird ein häufiges Rückwärtsschwimmen und Vermeiden der Zusammenstöße erfolgen. Nach einigen Minuten heftet sich das Infusor auf irgendeinem Gegenstande fest und entwickelt die ganze Energie der Peristomwimpern, die einen Wasserstrudel hervorrufen und die Nahrung herbeiführen. Bekanntlich sind die an der Wand des Kulturgefäßes festsitzenden Infusorien stets mit Nahrung überfüllt. Wie man sieht, ist die Reihenfolge der Handlungen vollkommen logisch und auf einen ganz bestimmten Zweck gerichtet.

Das Medium, in welchem sich unser Infusor jetzt befindet, besitzt einige charakteristische Eigenschaften. Es enthält Wasserstoffionen, CO_2, verschiedene organische Säuren, sowie verschiedene Stoffwechsel- und Abbauprodukte, dafür aber wenig Sauerstoff. Dieser gesamte Bedingungskomplex wurde seit Jahrtausenden von Paramäcien als ein Ganzes perzipiert und mit diesem Bedingungskomplex war immer die Anwesenheit der Nahrung verbunden. Wenn ein komplexer Reiz eine bestimmte Reaktion hervorruft und wenn dessen Wirkung von dem Organismus engraphiert worden ist, so genügt schon ein Teil dieses Komplexes, um eine vollständige Reaktion auszulösen. Dies zeigt uns die ganze Lehre von assoziierten (bedingten) Reflexen. In unserem Falle wäre z. B. die Anwesenheit von CO_2 bei vermindertem Sauerstoffgehalt ein solcher partieller Reiz, und derselbe genügt, um alle Bewegungen auszulösen, die zur Nahrungsaufnahme führen.

Sobald die Außenbedingungen eine Veränderung erlitten haben, etwa durch Verminderung der Bakterienanzahl oder Steigerung des Sauerstoffgehaltes, verläßt das Infusor sein Ruheplätzchen und begibt sich von neuem nach der Nahrungssuche. Jetzt wird die regelmäßige

Bewegung zweckmäßig, da sie dem Tierchen gestattet, nach einigen Reflexionen den nunmehr unnützlichen Ort zu verlassen. Die effektive Ursache des Benehmens ist der gesteigerte Sauerstoffgehalt, das Motiv der Handlung dagegen — Verlassen des Ortes und Stillung des eingetretenen Hungers.

Unsere Deutung der Tatsachen besitzt alle Eigenschaften einer Arbeitshypothese. Sie erlaubt uns verschiedene Einzelheiten des Verhaltens von einem gemeinsamen Gesichtspunkt zu betrachten und, was viel wichtiger ist, Tatsachen vorauszusagen.

Es läßt sich z. B. voraussagen, daß ein Infusor, welches einige Stunden gehungert hatte, schneller zur regelmäßigen Bewegung übergehen und dieselbe länger ausführen wird. Tatsächlich habe ich wiederholt beobachtet, daß ein auf die Weise behandeltes Infusor, bei genügendem Sauerstoffgehalt des Mediums, sofort die regelmäßige Bewegung aufnimmt. Die oben erwähnte lange Dauer der regelmäßigen Bewegung (72 Minuten ohne Unterbrechung) bezieht sich eben auf ein solches Individuum.

Die regelmäßige Bewegung wird momentan aufgegeben, wenn man in den Versuchsbehälter einen Tropfen Essigsäure in einer Konzentration ($^1/_{50}$ Proz.), die sonst eine positiv chemotropische Reaktion auslöst, und die Tierchen nicht beschädigt, bringt. Wenn das *Paramaecium* im Leitungswasser seine regelmäßige Bewegung ausführt, so ruft der Zusatz eines Tropfens der Kulturflüssigkeit den sofortigen Stillstand jeder Regelmäßigkeit hervor, wobei das Infusor seine Bewegung verlangsamt, nach gebogenen Linien schwimmt, die Tropfenwand vermeidet usw. Nach 3 Minuten aber wird die regelmäßige Bewegung aufgenommen. Der äußere Reiz wirkt momentan, aber der Zustand des Tierchens bedarf einer Frist zu seiner Veränderung.

In Anbetracht dieser Tatsachen können wir jetzt die optimalen Bedingungen angeben, unter welchen das Infusor sicher die regelmäßige Bewegung ausführen wird. *Paramaecium* muß einige Stunden fasten, dann in frisches Leitungswasser übertragen und nach 3 Minuten gereizt werden. Natürlich sind dies die optimalen Bedingungen und in der Praxis ist ihre Beibehaltung nicht notwendig. Aber unter diesen Bedingungen kommt ganz sicher eine fast ideelle regelmäßige Bewegung zur Beobachtung.

Ich bin weit davon entfernt, meine Ausführungen als etwas Endgültiges zu betrachten. Ich habe nur „den Mut zu Fehlern" gehabt. Vielleicht werden sie aber ein gewisses Interesse für die noch so wenig bekannten normalen Lebensbedingungen des *Para-*

maecium hervorrufen, deren genaue Kenntnis zum Verständnis des „bizarren“ Verhaltens des Infusors in Versuchsbedingungen wesentlich beitragen dürfte. Das Infusor ist kein „Protozoon“, es erhellt vielmehr aus der gesamten neueren *Paramaecium*-Literatur [1]), daß wir es hier mit einem hoch komplizierten und vollkommenen Wesen zu tun haben.

Über die Qualität der psychischen Vorgänge bei *Paramaecium*, über sein Fühlen, Empfinden und sein Bewußtsein vermögen wir freilich nichts auszusagen. Es bleibt dennoch die Frage offen, ob wir in bezug auf den Menschen um so vieles besser gestellt sind. Von unserem menschlichen Standpunkte erscheinen uns die Handlungen eines *Paramaecium* ebenso logisch, wie die Bewegungen der Menschenschar auf den Straßen unserer Städte. In diesem letzteren Falle zweifeln wir aber gar nicht, daß jeder Mensch eine Psyche und bestimmte Motive seiner Handlungen besitzt. Der Analogieschluß ist ebensogut auf den Menschen, wie auf ein Infusor anwendbar. Man muß nur Vergleichbares miteinander vergleichen. Vergleichbar ist aber das objektive Benehmen, und wenn einmal die Tierpsychologie die Handlungen des Menschen mit Hilfe derselben Methoden untersuchen wird, welche wir für Infusorien gebrauchen, dann wird vielleicht die sprichwörtlich gewordene „Kluft“ nicht mehr so auffallen.

Zusammenfassung.

Die Bewegungen der Paramäcien wurden in kleinen Behältern verschiedener Gestalt beobachtet und mit Hilfe einer Zeichenkamera registriert. Anfangs ist die Bahn unregelmäßig: das Infusor vermeidet die Tropfenwand, ohne jede sichtbare Ursache erfolgen plötzliche Kursänderungen, die Bahn ist häufig eine gebogene. Nach 3 Minuten tritt eine Veränderung des Bewegungscharakters ein: dieselbe wird regelmäßig, indem das Infusor eine der Behälterform geometrisch ähnliche Figur zu beschreiben beginnt. Die Messung ergibt, daß die Größe des Einfallswinkels bei Zusammenstößen mit der Behälterwand von der Form des Behälters abhängig ist. Die Größe des Reflexionswinkels dagegen bleibt eine konstante: sie ist von dem Einfallswinkel, der Größe oder Gestalt des Behälters unabhängig und beträgt ca. 70°. Auf Grund dieser Feststellung läßt

[1]) In seinen ganz neuerdings veröffentlichten Arbeiten lehnt Alverdes die Tropismentheorie als Erklärung der *Paramaecium*-Bewegungen vollkommen ab. Er vertritt das Vorhandensein einer Unterschiedsempfindlichkeit.

sich die Bahn des Infusors im Behälter beliebiger Form theoretisch voraussagen. Die Konstanz des Reflexwinkels erklärt sich durch das Überwiegen der Peristomwimpern.

Durch Kontrollversuche wird nachgewiesen, daß sich die regelmäßige Bewegung nicht auf Gewöhnung des Infusors an die Behälterform zurückführen läßt. Die Wand des Behälters übt keinen tropischen Einfluß aus, sie wird vielmehr als ein Bewegungshindernis wahrgenommen. Das Eintreten der regelmäßigen Bewegung hängt mit genügender Sauerstoffversorgung eng zusammen.

Das volle Benehmen eines *Paramaecium* läßt sich erst begreifen, wenn zu dessen Erklärung neben den äußeren Reizen noch bestimmte Motive der Handlung herangezogen werden. Diese Motive können nur durch das Studium der normalen Lebensbedingungen des Infusors ermittelt werden. Von diesem Standpunkt gelingt es, alle Handlungen des Infusors in Versuchsbedingungen logisch zu begründen.

Literaturverzeichnis.

1) Alverdes, F.: Studien an Infusorien über Flimmerbewegung, Lokomotion und Reizbeantwortung. Arb. a. d. Gebiete d. exper. Biol., herausgegeben von J. Schaxel. Heft 3. Berlin 1922.
2) —: Untersuchungen über begeißelte und beflimmerte Organismen. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 52 Heft 1/2 1922.
3) —: Zur Lehre von den Reaktionen der Organismen auf äußere Reize. Biol. Centralbl. Bd. 42 Nr. 5 1922.
4) BŁĘDOWSKI, R. and Zweibaum, J.: Experiments on Absorption of Oxygen in Colpidium colpoda. Ber. d. Warschauer Ges. d. Wiss. April 1915 (polnisch mit englischer Zusammenfassung).
5) Gutman, L.: Über das Verhalten der gelösten Gase in den Infusorienkulturen. Ebenda Lief. 1 1915 (polnisch mit deutscher Zusammenfassung. Daselbst die ältere Literatur über die Atmung der Infusorien).
6) Jennings, H. S.: Das Verhalten der niederen Organismen. Deutsche Übersetzung. Leipzig und Berlin 1910.
7) Schaeffer, A. A.: On the Behavior of Amoeba Toward Fragments of Glass and Carbon and Other Indigestible Substances, and Toward some very Soluble Substances. Biol. Bull. Vol. 31 1916.
8) Zweibaum, J.: L'effetto dell' asfissia sull' apparechio nucleare del Paramaecium caudatum. Sitz.-Ber. d. Warschauer Ges. d. Wiss. IX. Jahrg. 2. Lief. 1916

Tafelerklärung.

In allen Figuren bedeuten die Zahlen an der Peripherie der Zeichnung die aufeinanderfolgenden Zusammenstöße des Infusors mit der Tropfenwand.

Tafel 2.

Fig. 1. Die Bahn eines *Paramaecium*-Individuums innerhalb erster $2^1/_2$ Minuten.

Fig. 2—4. Die Bahn eines und desselben Individuums während der drei aufeinanderfolgenden Zeitspannen von je 2 Minuten.

Fig. 5. Der typische Infusorienring im kreisrunden Behälter.

Fig. 6. Die Bahn innerhalb erster 2 Minuten.

Tafel 3.

Fig. 7 u. 8 beziehen sich auf dasselbe Individuum wie Fig. 6 und zeigen die allmähliche Anpassung an die Quadratform binnen zwei aufeinanderfolgenden Zeitpausen von je 2 Minuten.

Fig. 9—13. Die Bahn während $1^1/_2$—2 Minuten in verschiedenen Behältern.

Tafel 4.

Fig. 14. Die selten zu beobachtende Schwimmbahn im dreieckigen Behälter.

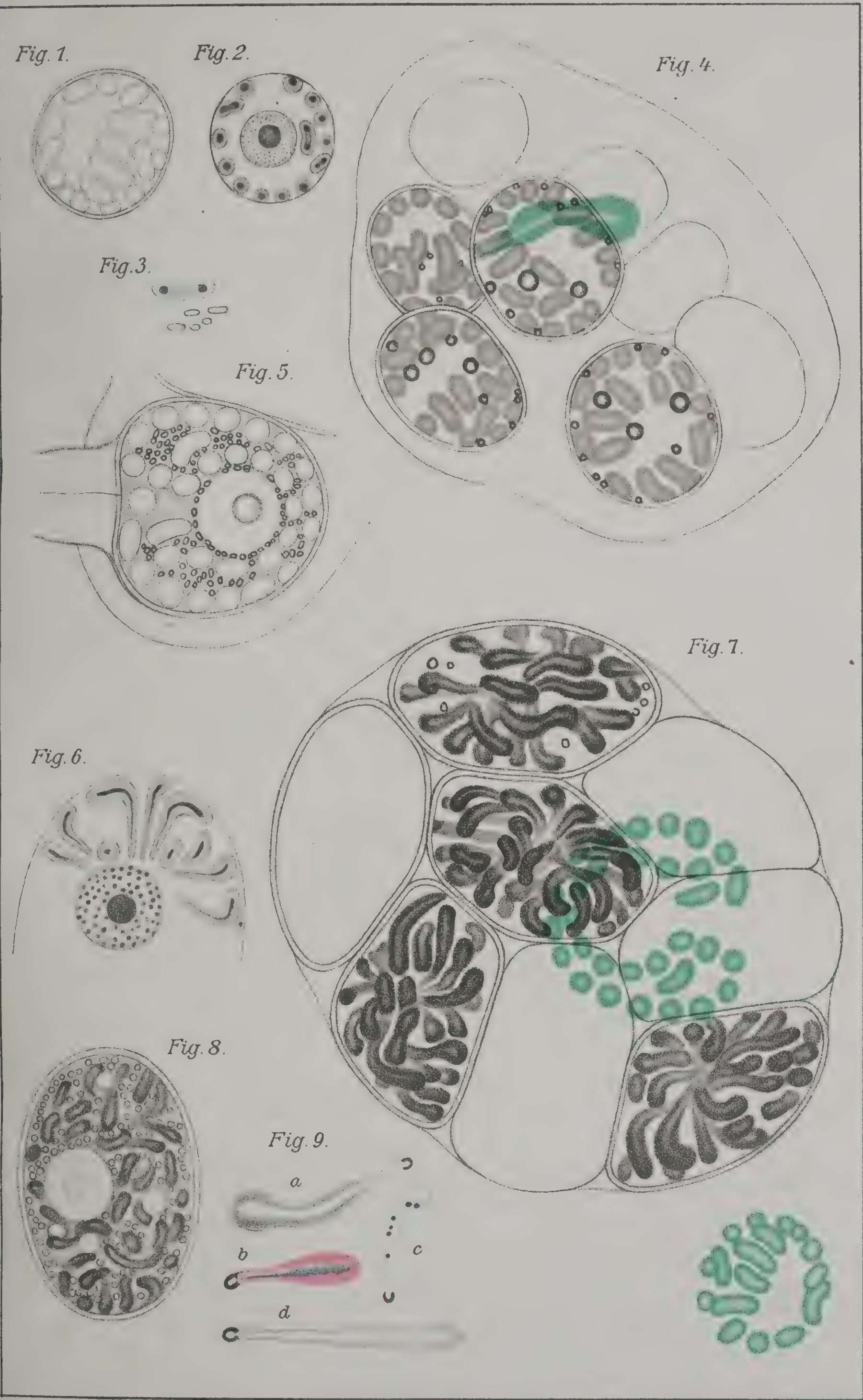
Fig. 15. Das typische Verhalten innerhalb 2 Minuten.

Fig. 16 u. 17. Die theoretisch konstruierte Schwimmbahn (Reflexionswinkel $= 70^0$).

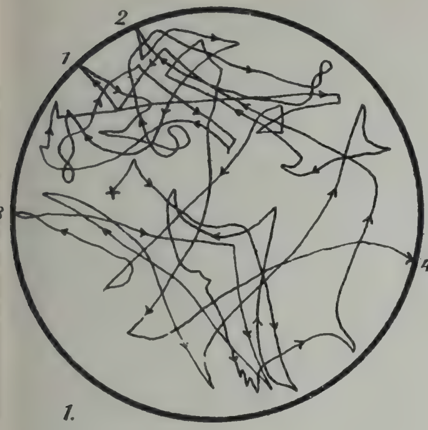
Fig. 18. Die theoretische Bahn.

Fig. 19. Die wirklich beobachtete Bahn innerhalb 2 Minuten.

Fig. 20. Die theoretische, Fig. 21 die beobachtete Schwimmbahn innerhalb $2^1/_2$ Minuten.



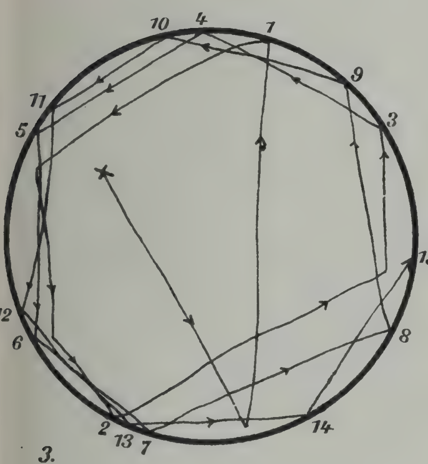
Geitler gez. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



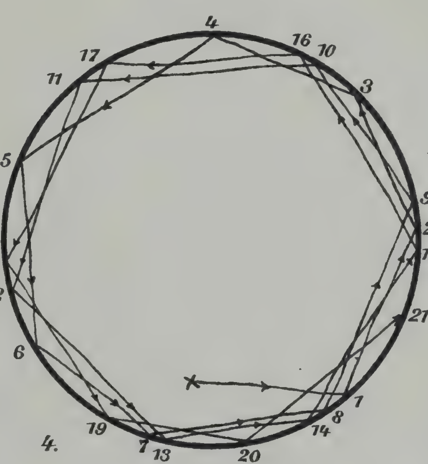
1.



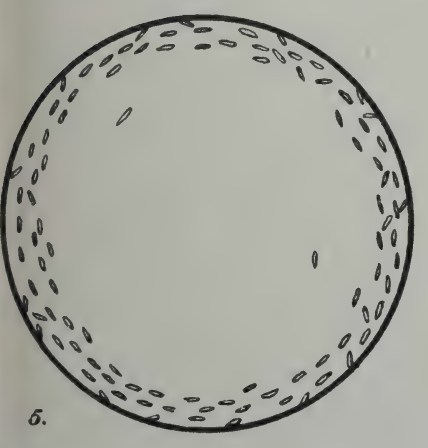
2.



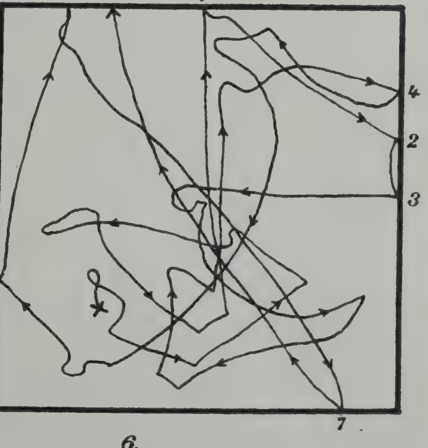
3.



4.

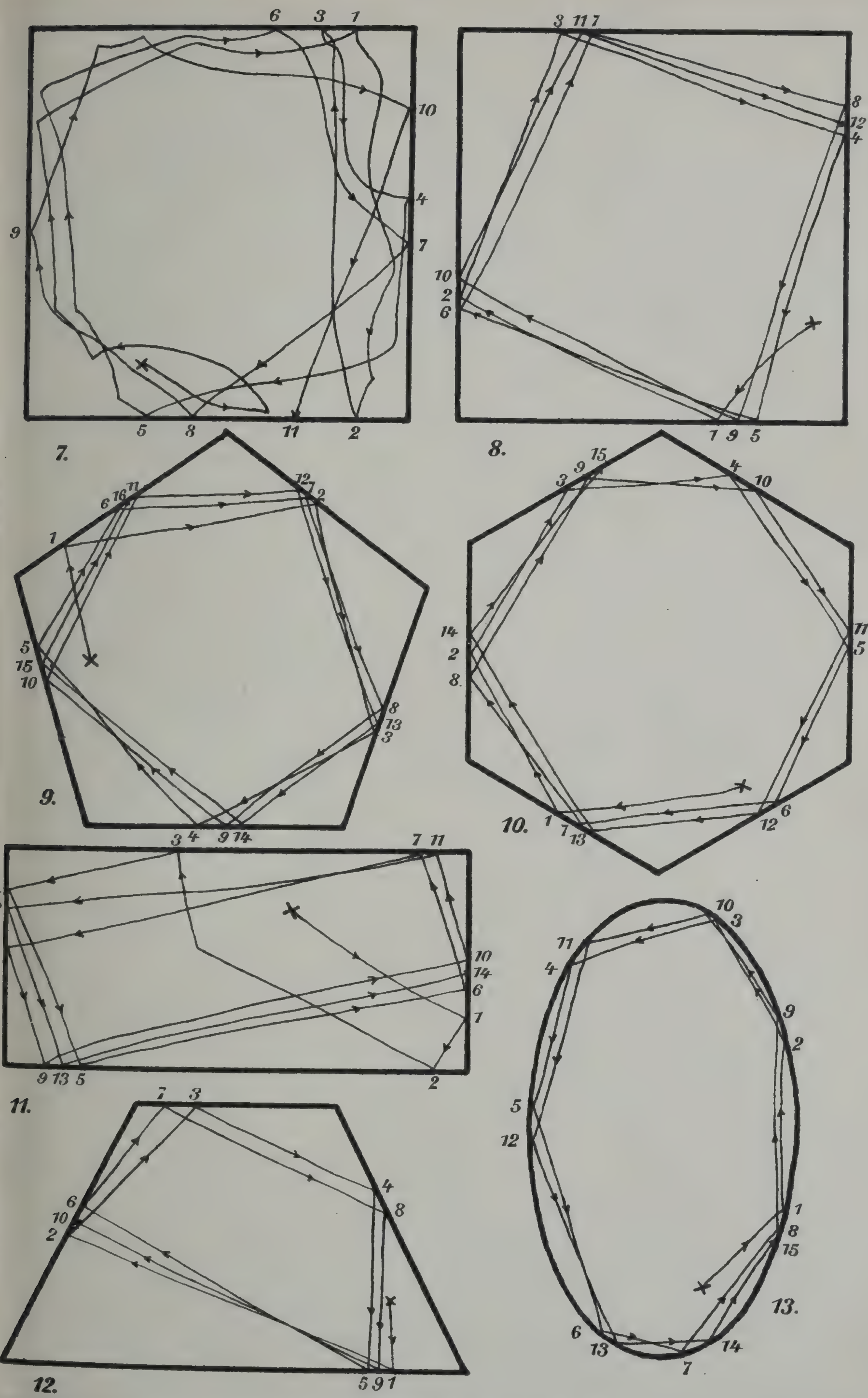


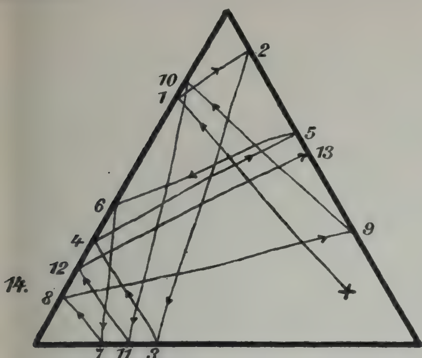
5.



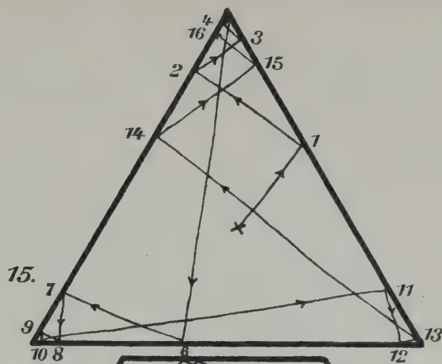
6.

embowski
Verlag von Gustav Fischer in Jena Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

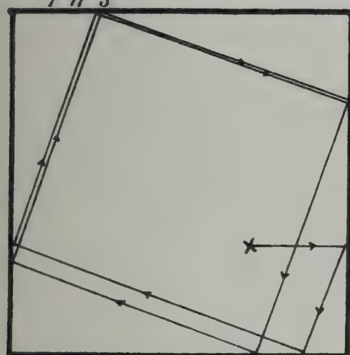

7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.



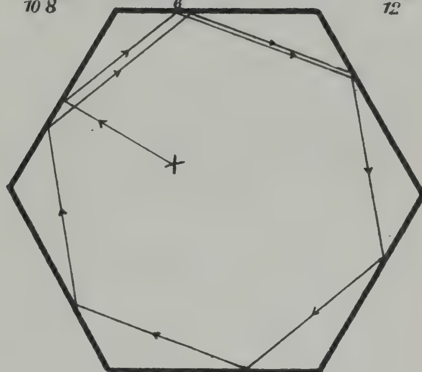
14.



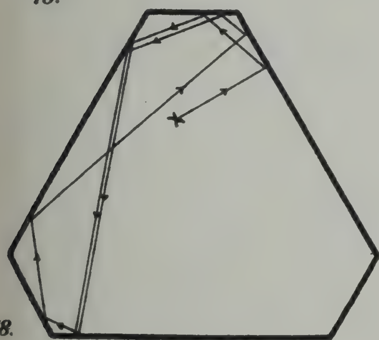
15.



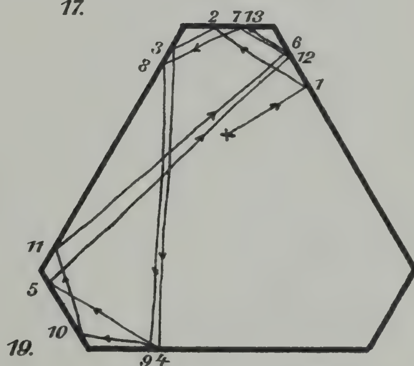
16.



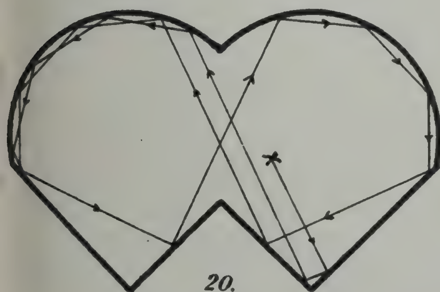
17.



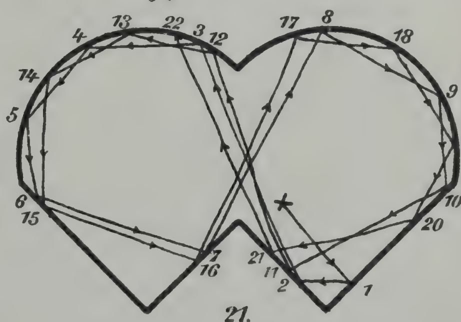
18.



19.



20.



21.

Dembowski Verlag von Gustav Fischer in Jena Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Aus dem zoologischen Institut der Universität Cernăuţi (Czernowitz).

Über einen neuen Fall von Pseudopodienbildung bei Ciliaten und zwei freischwimmende Vorticellinen.

Von
Prof. J. **Lepszy**, Orăştie, Rumänien.

(Hierzu 3 Textfiguren.)

Gelegentlich meiner faunistischen Studien über die Süßwasser-Infusorien der Gegend von Cernăuţi stieß ich auf eine koloniale, pseudopodienbildende Vorticelline, die ich wegen der Seltenheit solchen Vorkommens bei Ciliaten nachstehend beschreibe und als *Epistylis rhizopoda* n. sp. bezeichne.

Die Kolonie (Fig. 1) bestand aus zwei Individuen, deren Körperumriß im ganzen und großen dem des marinen *Zoothamnium cienkowski* Wrz. entsprach. Die allgemeine Körperform war etwa fäßchenförmig, in

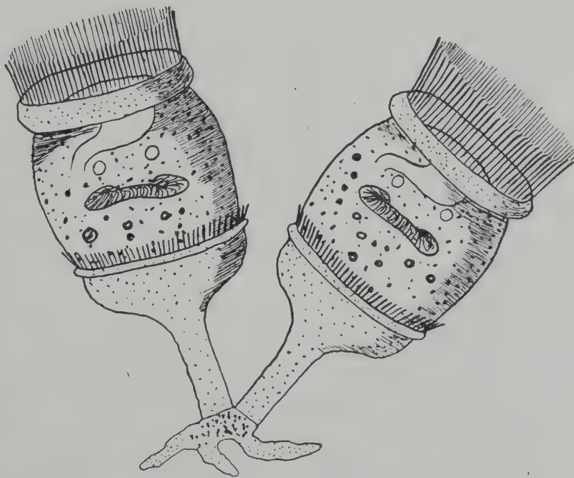


Fig. 1. *Epistylis rhizopoda* n. sp. Kolonie von zwei Individuen auf gemeinsamem Rhizopodium.

der Mitte am breitesten, nach vorn und hinten zu ein wenig an Breite abnehmend. Das vordere Körperende hatte einen sehr stark ausgebildeten Peristomring, in dessen Innerem die ziemlich lange Wimpern tragende adorale Zone lag. Im ausgebreiteten Zustand hatte der Peristomring den Durchmesser der größten Körperbreite. Seine Kontraktilität war nicht groß, denn ich sah ihn keinmal sich vollständig zusammenziehen, stets blieb er auch im kontrahierten Zustand breiter als der halbe maximale Körperdurchmesser. Der Discus war nur mäßig gehoben, nach vorn konvex, das Vestibulum in seinem äußeren Teil querliegend, beim Übergang in den Ösophagus ziemlich plötzlich nach hinten umbiegend. Der Körper der Tiere war mit Ausnahme des später zu besprechenden Basalteiles grob granuliert, farblos und hatte knapp hinter dem querliegenden Teil des Vestibulums zwei zur Längsachse rechts und links symmetrisch liegende kleine Vakuolen. Der Kern war hufeisenförmig gewunden.

Beide Individuen der kleinen Kolonie hatten hinten einen gut entwickelten Ringwulst, unmittelbar vor ihm eine zweite, wohlausgebildete Wimperzone. Auf den Ringwulst folgte der cupulaartige Basalteil des Körpers, der sich weiter nach hinten rasch zu dem $4^1/_2$ μ dicken, ganz farblosen, kurzen, akontraktilen und homogenen Stiel verschmälerte.

Das Bemerkenswerteste an den Tieren war das auf den Stiel folgende, von ihm aber durch eine deutliche Scheidewand getrennte echte Rhizopodium, an dem ein grobkörniges Entoplasma und ein die Pseudopodien bildendes, fein granuliertes hyalines Ectoplasma deutlich zu unterscheiden waren. Dieses Rhizopodium war der Träger der kleinen Kolonie und bildete ziemlich lange, fingerförmige Pseudopodien aus; ich betrachte es als das Hauptmerkmal dieser Spezies.

Die Länge der Individuen, gerechnet von vorn bis zum Beginn des Rhizopodiums, betrug 51 μ, die größte Breite zwischen dem vorderen und dem hinteren Wimperkranz 33 μ, der Stielteil des Körpers hatte etwa $^1/_3$ der Gesamtlänge.

Die beschriebene *Epistylis* fand ich in Gesellschaft der folgenden Ciliaten: *Didinium nasutum, Lionotus anser, Paramaecium caudatum, P. bursaria, Stentor niger, Urostyla* sp., *Oxytricha* sp., *Uroleptus piscis*, freischwimmende Vorticellinen.

Daß das Rhizopodium nicht etwa nur aus dem Stiel durch Verletzung hervorgetretenes Plasma war, ergibt sich daraus, daß dieser homogenes Plasma enthielt, sich demnach das grobgranulierte Entoplasma des Rhizopodiums nicht durch Ausrinnen des feinen Stiel-

plasmas hätte bilden können; auch war ja noch eine feine Zwischenwand vorhanden.

Pseudopodien sind nach Bütschli [1]) bei Ciliaten selten: *Stentor* heftet sich mit feinen Pseudopodien des Hinterendes fest, ebenso *Stichotricha Mülleri* und anscheinend auch *Tintinnidium fluviatile* am Grunde ihres Gehäuses. Am meisten ähnelt *E. rhizopoda* hinsichtlich der Pseudopodienform unter den Ciliaten der von Grenfell [2]) beschriebenen *Scyphidia amoebacea,* die sich mit lappigen Pseudopodien auf *Gasterosteus* befestigt. Ich halte es deshalb für analog möglich, daß *E. rhizopoda* ectoparasitisch sein könnte, durch Zufall von irgendeinem höheren Wassertier abgestreift und von mir dann frei angetroffen wurde.

Von welcher Bedeutung das Pseudopodium für *E. rhizopoda* ist, ist nicht ganz sicher. Falls diese Art unter normalen Verhältnissen ectoparasitisch ist, dürften die Pseudopodien hauptsächlich als sehr solides Befestigungsmittel dienen, es ließe sich jedoch auch daran denken, daß die Pseudopodien dem Träger des Parasiten vielleicht ähnlich den Suctorien Säfte entziehen, um diese für die Kolonie zu verwenden.

Wegen des Vorhandenseins des hinteren Wimperkranzes glaube ich, daß die zwei Individuen der Kolonie sich anschickten in den freischwimmenden Zustand überzugehen.

In dem Sumpfe, in dem ich die koloniale *E. rhizopoda* entdeckte, fand ich in großer Dichte (etwa 20 Individuen pro ccm) die vermutlich freilebende Form dieser Art, die der gestielten im allgemeinen Bau gut entsprach (Fig. 2). Diese freilebende Form hatte den hinteren Wimperkranz und Ringwulst ebensogut ausgebildet wie *E. rhizopoda,* war aber hinter dem letzteren stumpf abgerundet und zeigte keine Spur eines Stieles. Ob und in welchem entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhange diese freie Vorticelline mit *E. rhizopoda* steht, ist nicht sicher und es bestehen hauptsächlich zwei Möglichkeiten:

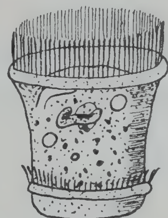


Fig. 2.

Fig. 2. Freischwimmende Vorticelline, vermutlich mit *Epistylis rhizopoda* identisch.

[1]) Bütschli: Protozoa. in: Bronns Klassen u. Ordn. p. 1319.

[2]) J. G. Grenfell: A new species of Scyphidia and Dinophysis. Journ. roy. microsc. soc. Bd. VII, 1887, p. 558.

Die freie Vorticelline ist entweder

1. die unter Verlust des Stieles temporär freilebende *E. rhizopoda* oder

2. eine vielleicht dauernd freilebende, mit *E. rhizopoda* in keinem näheren Zusammenhange stehende Art.

Von diesen Möglichkeiten hat die erste viel mehr Wahrscheinlichkeit als die zweite sowohl wegen der morphologischen als auch wegen der ökologischen Übereinstimmung der beiden Formen.

So halte ich denn für wahrscheinlich, daß *E. rhizopoda* wie andere Vorticellinen beim Übergang zur freilebenden Lebensweise temporär (?) als lokomotorisches Organ den hinteren Wimperkranz ausbildet und nach der Loslösung vom Stiel die in Fig. 2 angedeutete Form hat. Auffallend ist allerdings, daß an der kolonialen Form, obwohl deren hinterer Wimperkranz gut ausgebildet war und man die Ablösung hätte erwarten dürfen, trotz mehrstündiger Beobachtung keinerlei Fortschritt in dieser Richtung zu bemerken war. Ich schreibe diesen Umstand jedoch den durch die mikroskopische Untersuchung veränderten, jedenfalls ungünstigen Lebensbedingungen zu, die vermutlich hindernd gewirkt haben.

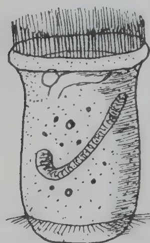


Fig. 3.

Ebenfalls an demselben Orte fand ich noch eine zweite freie Vorticelline. Diese (Fig. 3) war 73 μ lang, 36 μ breit, annähernd von cylindrischem Bau, farblos und mäßig granuliert. Das Peristom war gut ausgebildet, sehr kontraktil, das Vestibulum querliegend und beim Übergang in den Ösophagus plötzlich nach hinten gebogen. Der Kern war lang, hakig gekrümmt, die einzige Vakuole unter dem Peristomrand gelegen, der hintere Wimperkranz gut ausgebildet.

Fig. 3. ? *Telotrochidium* sp. Eine dauernd freischwimmende Vorticelline.

Diese Vorticelline ist, da ihr, soweit ich sehen konnte, der terminale Myonemkegel fehlte, vermutlich eine dauernd freischwimmende, der der Genusname *Telotrochidium* S. K. zukäme.

(Aus dem Zoologischen Institut München.)

Die Encystierung bei *Vorticella microstoma* und hypotrichen Infusorien.

Von
Th. v. Brand.

(Hierzu Tafel 5—7.)

Einleitung.

Die in der Literatur vorliegenden Untersuchungen über die Encystierung behandeln vornehmlich die äußere Morphologie und die physiologische Bedeutung des Prozesses. Eingehendere Angaben über die während der Cystenruhe erlittenen Kernveränderungen, über die Bedingungen der Encystierung und des Ausschlüpfens aus den Cysten liegen nur spärlich vor. Man kannte bis zum Jahre 1913 drei Cystenarten, 1. Schutzcysten, 2. Teilungscysten (z. B. bei *Colpoda*), 3. Verdauungscysten (z. B. bei *Amphileptus*), Namen, die ohne weitere Erklärung verständlich sind. Im genannten Jahre erschien eine Mitteilung von Fermor, die in der Cyste von *Stylonychia pustulata* eine Rückbildung des alten Kernapparates und Neuaufbau desselben durch die verschmolzenen Micronuclei nachwies. Ähnliche Parthenogenese innerhalb der Cysten, also 4. Regenerationscysten fand Calkins bei *Didinium*.

Vorliegende Untersuchung war zunächst als Nachprüfung der Fermor'schen Ergebnisse an anderen Objekten geplant, wurde aber bald auf alle wichtigeren bei der Cystenbildung in Betracht kommenden Punkte ausgedehnt. Ich führte sie im Zoologischen Institute München

aus, auf Anregung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Geheimrats v. Hertwig, dem ich hierfür sowie für seine stetige Anteilnahme an dem Fortgange der Arbeit zu tiefstem Danke verpflichtet bin. Für zahlreiche Ratschläge danke ich ferner Herrn Prof. Dr. Buchner und Herrn Privatdoz. Dr. Köhler.

Material und Technik.

Zu meinen Untersuchungen verwandte ich *Vorticella microstoma, Stylonychia mytilus, Stylonychia pustulata* und *Oxytricha fallax.*

Vorticella microstoma gewann ich aus Heuaufgüssen, in denen diese Tiere in geradezu ungeheurer Menge auftraten. Wenn man die Aufgüsse etwa 14 Tage lang — gerechnet vom Höhepunkt der Vorticellenentwicklung an — unberührt stehen ließ, trat Massenencystierung ein. Die Cysten wurden im alten Kulturgefäß und Kulturwasser aufgehoben. Alle 3—4 Tage wurden sie auf ihre Kernverhältnisse hin geprüft. Größere Cystenmengen wurden den Aufgüssen für die experimentellen Untersuchungen entnommen. Das Nähere findet sich in den einzelnen Abschnitten.

Stylonychia mytilus stammte aus einer Wasseransammlung im Isartale bei München. Die Tiere wurden in Glasschalen gezüchtet und mit Monadinen, die aus Heuaufgüssen gewonnen wurden, gefüttert.

Stylonychia pustulata und *Oxytricha fallax* fand ich in Heuaufgüssen.

Als Fixierungsmittel wurden erwärmte Pikrinessigsäure, Sublimateisessig und Schaudinn'sche Flüssigkeit benutzt. Zur Färbung der Totalpräparate wurde Boraxkarmin verwendet, das allerdings bei älteren Cysten lange, bis zu 4 Tagen im Wärmeschrank einwirken mußte um die Membranen zu passieren. Schnitte wurden 5 μ und 7,5 μ dick angefertigt. Die Färbung der Schnitte bestand entweder in Boraxkarmin oder Eisenhämatoxylin, das sich insbesondere zum Studium der Muskeln als unentbehrlich erwies. Als Kontrollfärbungen dienten Delafield's Hämatoxylin, Malory's Gemisch und die Doppelfärbung Eisenhämatoxylin-Eosin. Gute Resultate ergab Schneider's Essigsäurekarmin, das die sonst schwer färbbaren Cysten in ca. 20 Minuten vollkommen durchfärbte.

I. *Vorticella microstoma.*

A. Morphologischer Teil.

a) Die Encystierung.

Die Encystierung von *Vorticella microstoma* findet immer auf dem Stiele statt. Niemals konnte ich beobachten, daß sich ein Schwärmer encystiert. STEIN's (1854) dahin gehende Angaben dürften auf Ausschlüpfungserscheinungen zurückzuführen sein. Früher oder später fallen die Cysten immer von den Stielen ab.

Die Encystierung beginnt stets mit einer starken Kontraktion des ganzen Tieres, worauf die Bildung der Hüllen anfängt. Man bemerkt zunächst die Abscheidung glasheller Lamellen, die gallertiger Natur sind und sich konzentrisch aneinanderlegen (Taf. 5 Fig. 2). Ihre Zahl ist wegen ihrer Zartheit nicht leicht festzustellen, doch konnten in günstigen Fällen 4—6 Lagen gezählt werden. Sie stellen in ihrer Gesamtheit die Ectocyste dar, die sich von der Entocyste durch abweichendes Lichtbrechungsvermögen scharf abhebt. Die Ectocyste von *Vorticella* ist meines Wissens nur von D'UDEKEM (1864) abgebildet worden, welche Zeichnung BÜTSCHLI in sein Infusorienwerk übernahm. Dann spricht noch ALLMAN (1872) von einer gelatinösen äußeren Hülle bei einer Vorticellencyste. Im allgemeinen aber geben die Forscher für die solitären Vorticellinen nur eine einzige Membran an, die mit der Entocyste identisch ist, so FABRE-DOMERGUE (1888), RÖMER (1893) und PÉNARD (1922). Die Angaben STEIN's (1867) und vielleicht auch FAURÉ-FRÉMIET's (1906) einer doppelten Cystenmembran werden sich wohl auf eine doppelte Entocyste beziehen.

Die Anlage der Entocyste ist bei ganz jungen Cysten auf dem optischen Querschnitt als scharfe Kontur zu sehen, die plasmawärts einen helleren Saum aufweist. Die ausgebildete Entocyste, die zunächst farblos ist und höchstens einen zart bläulichen Schimmer zeigt, besitzt einen chagrinartigen Charakter (Taf. 5 Fig. 4). Es lassen sich an ihr 2 Poren nachweisen, die an entgegengesetzten Polen liegen (Taf. 5 Fig. 3, 4 usw.). Die eine stammt vom Stiele, der bei der Membranbildung noch mit dem Körper zusammenhängt. Deshalb unterbleibt an der betreffenden Stelle die Ausscheidung der Hüllen. Nachzuweisen ist dieses Loch, ich nenne es Stielloch, nur an abgefallenen Cysten. Das andere am oberen Pole liegende Loch ist dadurch hervorgerufen, daß der durch die Pulsationen der zunächst weiterwirkenden kontraktilen Vakuole hervorgerufene Wasserstrom die Ausbildung der Entocyste hier verhindert. Als Erster sah dieses

Vakuolenloch, ohne es als solches zu erkennen, Fabre-Domergue (1888): „Au pôle opposé, c'est à dire a celui, qui se trouve en face de la bouche, se trouve un petit ombilic, une sorte de renflement, . . .“ Auch Prowazek (1903) sah nach seiner Zeichnung an dieser Stelle offenbar ein Loch, ohne es aber zu erwähnen. Den biologischen Wert und die Entstehungsweise der gleichen Bildung bei *Colpidium* hat zuerst Rhumbler (1888) erkannt.

Während der Ausgestaltung der Entocyste gehen weitgehende Veränderungen mit den Lamellen der Ectocyste vor sich. Sie verquellen, wobei die Grenzlinien zwischen den Schichten ganz verwischt werden. Dann beginnt ein starker Schrumpfungsprozeß, der zunächst zu unregelmäßigen Einfaltungen führt und die Ectocyste späterhin auf ein dünnes Häutchen reduziert. Auf diesen Schrumpfungsvorgang führe ich den sekundären Verschluß des Stiel- und Vakuolenloches zurück. Ein Teil der gallertigen Masse gelangt dabei nämlich in die beiden Löcher und erhärtet hier zu einer festen Masse. Etwas Gallerte kann durch das Vakuolenloch in das Innere der Cyste gelangen, worauf ich die Entstehung des „Cystenpfropfes“ Prowazek's (1903) zurückführe. Demgegenüber gibt Prowazek an, daß der Cystenpfropf „aus Abscheidung der Wände der Höhlung, die vom hinaufgezogenen, geschlossenen Peristomwulst und der kontrahierten Peristomscheibe gebildet werden“, entsteht. Zu dieser Ansicht gelangte Prowazek, weil der Cystenpfropf genau in die Höhlung des den Peristomwulst schließenden Sphinkters passen soll. Ich konnte dies nur in wenigen Fällen bemerken und glaube, daß es dann auf einem zufälligen Zusammentreffen beruht.

Bei älteren Cysten, bei denen sich die Entocyste gelblich bis bräunlich färbt, zieht sich der Plasmakörper öfter von der Membran zurück. Es wird dann weiter innen nochmals eine Hülle, eine innere Entocyste abgeschieden. Bei dieser sind Strukturverhältnisse oder Skulpturen nicht nachzuweisen. Sie erscheint als eine einfache, verhältnismäßig dünne Membran.

Das Verhalten des Plasmas während der Encystierung ist lange nicht so kompliziert wie bei anderen Formen, z. B. *Bursaria* (Brauer 1886). Es findet vielmehr lediglich eine Ausgleichung der verschiedenen Wabengrößen zwischen Cortical- und Entoplasma statt. Auch die Plasmagranulae zeigen keine besonderen Eigentümlichkeiten, höchstens daß sich manchmal die größeren, wohl die Cytophane Entz', an der Peripherie der Plasmakugel ansammeln. Die durch eine zarte Ringelung ausgezeichnete Pellicula geht Hand in Hand mit der Abscheidung der Membranen verloren. Damit ist die ziemlich

vollständige Kugelgestalt der Cysten zu erklären. Mit Fortfall der formgebenden Pellicula kann sich das Plasma wie jeder zähflüssige Tropfen zur Kugel abrunden. Etwas länger, bis zu einigen Stunden nach Ausbildung der Hüllen bleiben die Differenzierungen der oberen Körperhälfte, adorale Wimperspirale, Discus u. a. erhalten, was schon den älteren Untersuchern bekannt war. Der biologische Wert des Erhaltenbleibens der adoralen Spirale bzw. deren Wimpern liegt in der geregelten Ableitung des von der kontraktilen Vakuole gelieferten Wassers. Derselben fehlt, wie schon Bütschli (1880) nachgewiesen hat, das sonst für die Vorticellinen charakteristische Reservoir, so daß sie direkt in das Vestibulum mündet. Bei der Encystierung wirkt die Vakuole, wie dies schon Stein (1849) erkannte, anfangs weiter. Die Frequenz der Pulsationen ist zunächst annähernd normal (35—40 Sek.), dann tritt allmähliches Langsamerwerden ein. Gleichzeitig vergrößert sich die Vakuole, so daß sie schließlich bis auf das 4fache ihres normalen Durchmessers heranwachsen kann (Taf. 5 Fig. 3). Im ganzen bleibt sie etwa 48 Stunden in der Cyste nachweisbar. Dann verschwindet sie ganz, wie ja überhaupt in der fertig ausgebildeten Cyste jede sichtbare Lebensäußerung eingestellt ist. Die Frequenz der letzten Pulsationen ist ob ihrer Langsamkeit nicht sicher zu bestimmen. Jedenfalls bleibt dann aber eine und dieselbe Vakuole oft stundenlang erhalten.

Bei den Pulsationen der kontraktilen Vakuole während der Encystierung wird mehr Wasser aus dem Körper befördert als zunächst noch aufgenommen wird. Dies ist daraus zu erschließen, daß die Cysten viel kleiner sind, als selbst maximal kontrahierte freie Tiere, die auch annähernd kugelig sind. Diese Wasserausstoßung ist ziemlich bedeutend. Von einer Kultur, die sowohl freie, wie frisch encystierte Tiere enthielt, maß ich nach Abtötung den Durchmesser von 50 Cysten und 50 kugelig kontrahierten freien Tieren. Die Werte waren 38 μ für die ersteren, 48 μ für die letzteren. Der Inhalt der Cysten berechnet sich demnach auf ca. 29000 cbμ, der der freien Tiere auf ca. 58000 cbμ. Bei der Encystierung verlieren sie also etwa die Hälfte des Volumens.

Die Erforschung der kontraktilen Fibrillen im Vorticellenkörper, der letzten zu besprechenden Plasmadifferenzierungen, war schon oft Gegenstand eines eingehenden Studiums. In neuerer Zeit legte vor allem Schröder die Verhältnisse in einwandfreier Weise klar, dessen Ergebnisse ich im allgemeinen bestätigen kann. Nur den im Peristomwulst verlaufenden Sphinkter fand ich bedeutend stärker als er, etwa so wie ihn Prowazek (1903) abbildete. Auf einem

Stadium maximaler Kontraktion beginnt die Encystierung und damit die Entdifferenzierung, der schließlich auch alle Muskeln zum Opfer fallen. Demgegenüber behauptet Prowazek (1903), der meines Wissens als Einziger auf das Verhalten der Muskeln bei der Encystierung achtete, daß in der Cyste sämtliche Fibrillensysteme erhalten bleiben. Er kann demnach nur sehr junge Cysten untersucht haben, denn nach meinen Befunden werden die Längsmuskeln schon nach sehr kurzer Zeit resorbiert. Man sieht bei Eisenhämatoxylinpräparaten im dunkel granulierten Plasma helle Streifen auftreten, die die Lage der ehedem vorhandenen Muskeln bezeichnen (Taf. 5 Fig. 15). Sehr bald hat sich das Plasma auch hier zu einer einheitlichen Substanz umgebildet. Länger erhalten bleiben die kontraktilen Elemente der adoralen Wimperspirale, das Spiralband und die Spiralfibrille Schröder's. Auf Taf. 5 Fig. 15 und 14 sind sie in ihrer normalen Lage erhalten, jedoch so nahe aneinandergelagert, daß sie nur auf einer kurzen Strecke auseinandergehalten werden können. Auf Taf. 5 Fig. 17 sind sie getrennt zu sehen, jedoch nicht mehr normal gelagert. Die nach unten zu ziehenden Teile sind die Muskelelemente des Schlundes. Das längere Erhaltenbleiben dieser Muskeln gegenüber den ebenso starken Längsfibrillen erklärt sich daraus, daß diese mehr an der Oberfläche liegen und daß von hier aus im Zusammenhang mit der Cystenbildung die Entdifferenzierung ausgeht. Durch das Schließen des Peristomsaums aber ist die adorale Spirale ziemlich weit ins Innere der Plasmakugel gekommen. Am längsten bleibt der Sphinkter erhalten. Das kommt einmal aus seiner Verlagerung in die Tiefe, bei maximaler Kontraktion biegen sich die Ränder des Peristomwulstes nämlich etwas ein. Dann widersteht er als stärkster Muskel am längsten der Resorption. Seine Dicke nimmt nämlich in der Cyste infolge weitergehender Kontraktion noch zu. Er findet sich als dicker, in Eisenhämatoxylinpräparaten tief schwarz gefärbter Ring (Taf. 5 Fig. 14, Fig. 18 Ring von der Seite), dessen Durchmesser nur etwa halb so groß ist als bei freien Tieren. Nachdem der Sphinkter aber oft noch wochenlang nachzuweisen ist, muß man wohl ein Nachlassen der resorbierenden Kraft des Plasmas mit Älterwerden der Cysten annehmen. Schließlich ist aber auch er verschwunden und das Plasma ganz einheitlich geworden. In manchen Fällen schien mir eine Ausstoßung des Sphinkters vorzukommen, doch kann es sich dabei auch um pathologisch veränderte Cysten gehandelt haben.

In jeder Cystenkultur findet sich überhaupt immer eine größere Zahl degenerierender Cysten. Ein Teil geht schon einige Tage nach

der Encystierung zugrunde. Die Encystierung ist eine Schutzvorrichtung und muß als solche eben mit Opfern erkauft werden. Etwas Ähnliches liegt ja auch bei der Konjugation vor. Bekanntlich stirbt immer ein großer Teil der Exkonjuganten ab.

Verhalten des Kernapparates.

Der wurstförmige Macronucleus einer Vorticelle ist hufeisenförmig gekrümmt. Der kleine, bläschenförmige Micronucleus liegt meist in der Kernschlinge. Im Hauptkern lassen sich verschiedene Substanzen unterscheiden. Greenwood (1896) spricht bei *Carchesium* von: 1. Protomacrosomes, größeren chromatinhaltigen und vakuolisierbaren Brocken, deren Gestalt und Anordnung wesentlich vom physiologischen Zustande des Tieres abhängig ist. 2. Protomicrosomes, kleinen, runden, weniger chromatinhaltigen Granulis von gleichfalls inkonstanter Menge und Lagerung. 3. Der Grundsubstanz, Nucleochyme (kein Gerüstwerk). 4. Der Kernmembran. Fauré-Frémiet (1905 a) untersuchte die Kerne von *Vorticella microstoma*, auch von Cysten, indem er diese platzen ließ. Er bemerkte ein feines Gerüstwerk mit eingelagerten Microsomen, in denen er Chromatintröpfchen erkannte. Die sich vergrößernden Microsomen erhalten eine Vakuole, ihr färberisches Verhalten ändert sich, sie verschmelzen und bilden so die „nucléoles vésiculeux (macrosomes de Greenwood)“. Dazwischen fand er noch sehr kleine Granulae, vielleicht „lanthanine“. Über den Kern von *Campanella umbellaria* (1905 c) sagt er: „Le karyoplasma comprend dans le macronucleus: a. un réseau (linine) b. des microsomes de forme irrégulière (chromatine) c. des macrosomes (nucléoles vrais) d. le suc nucléaire.“ Schröder (1906 a) konnte das Vorhandensein eines Kerngerüstes bestätigen. Selbstverständlich waren die auffälligen Macrosomen schon lange beobachtet worden. Bütschli (1889) nennt sie Binnenkörper, während sie in Doflein's Lehrbuch (1916) als Nucleolen bezeichnet werden, welcher Ausdrucksweise ich mich anschließen will.

Angaben über Kernveränderungen bei encystierten Peritrichen findet man in neuerer Zeit meines Wissens nur bei Greenwood. Danach wird in der *Carchesium*-Cyste der Kern rundlich, er wird arm an macrosomatischen Bestandteilen und besteht hauptsächlich aus modifizierten Microsomen.

Vor Beschreibung der Kernveränderungen, die ich in den Vorticellencysten auffand, ist ein normaler Macronucleus zu betrachten. Die Grundlage des Hauptkernes bildet das Liningerüst, ein feinmaschiges und färberisch demgemäß nur schwer sichtbar zu machendes

Wabenwerk. Auf ihm sind zahlreiche stark färbbare Körperchen verteilt (Taf. 5 Fig. 13). Die kleineren sind die microsomes Greenwood's, die chromatischen Elemente des Kernes. Sie sind annähernd gleichförmig über den ganzen Macronucleus verteilt. Das Gleiche ist der Fall bei den größeren Tröpfchen. Sie stellen die zunächst noch diffus verteilte Nucleolarsubstanz vor. Ein so beschaffener Kern, der sich sowohl bei freien Tieren wie auch bei jungen Cysten findet, ist der Ausgangspunkt für mannigfache Veränderungen, welche als Alterserscheinungen zu deuten sind. In der Cyste geht der unten beschriebene Senilitätsprozeß nun weiter als bei freien Tieren, da innerhalb der Hüllen sich die Lebensprozesse, wenn auch langsam, weiterhin abspielen, aber eine Erneuerung des Kernapparates nicht vorkommt. Der Senilitätsprozeß kann bis zur völligen Desorganisation des Cysteninhaltes führen. Es ist also verständlich, daß ein Teil der im Folgenden beschriebenen Kernveränderungen degenerativer Natur ist. Die Grenze zwischen normalen und degenerativen Kernveränderungen kann nur durch das Ausschlüpfungsexperiment festgestellt werden. Ich komme bei den betreffenden Stadien darauf zurück und wende mich zunächst zu Kernveränderungen, die sowohl bei freien Tieren als auch bei Cysten vorkommen und die zweifellos noch als normale Vorgänge anzusprechen sind. Bei sehr zahlreichen freien Tieren nämlich und bei der überwiegenden Mehrzahl der Cysten findet man, daß die diffuse Verteilung der Nucleolarsubstanz nicht aufrecht erhalten wird, daß vielmehr die Nucleolartröpfchen zu Nucleolen zusammenfließen. Die feine Verteilung der Chromatintröpfchen bleibt dabei unverändert erhalten. Die Färbbarkeit der Nucleolen ist, worauf Enriquez (1907) und Schröder (1906 a) hinwiesen, eine andere als die der chromatischen Tröpfchen. In Boraxkarmin färben sich letztere tief rot, während die Nucleolen blaß rosa erscheinen (Taf. 6 Fig. 2, 3). Bei Eisenhämatoxylinfärbung dagegen sind die Nucleolen intensiv schwarz und sie halten diesen Farbstoff mit seltener Zähigkeit fest, viel länger als alle anderen Bestandteile des Kernes. Es sind kompakte, ziemlich rundliche Körper, in denen ich — im Gegensatze zu Greenwood — niemals eine Vakuole entdecken konnte. Meist sind sie von einem hellen Hofe umgeben, was auf ihre Lagerung in einer Vakuole hindeutet. Die Zahl der Nucleolen ist ganz verschieden, Taf. 5 Fig. 16 sieht man 6, Taf. 5 Fig. 12, 9 solche. In einem Falle wurden 25 gezählt, doch sind diese Zahlen gering, wenn man damit z. B. die Figuren Schröder's von *Campanella* vergleicht.

Späterhin macht sich in den Cystenkernen auch beim Chromatin

das Bestreben geltend, aus der feinen Verteilung zu Tropfen zusammenzufließen. Die feinsten Tröpfchen bewegen sich dabei besonders gegen die Ränder des Kernes. Ein Anfangsstadium des Prozesses stellen Taf. 6 Fig. 4 u. 9 dar. An den Rändern des Kernes sind schon größere Chromatintröpfchen entstanden, während ein anderer Teil der chromatischen Masse sich noch unverändert in feinster Verteilung vorfindet. Einen Schritt weiter ist der Prozeß Taf. 6 Fig. 11 gediehen, wo kleine einzelne Chromatintröpfchen nicht mehr nachweisbar sind. Alle nun entstandenen größeren Chromatintropfen haben sich vornehmlich an der Peripherie des Kernes versammelt. Wenn man in einer Ausschlüpfungskultur die Kerne der eben ausgeschlüpften Tiere mit denen der nichtausschlüpfenden vergleicht, erkennt man, daß alle Tiere bis einschließlich Stadium Taf. 6 Fig. 4 u. 9 anstandslos ausschlüpfen. Von den Tieren, welche einen nach Taf. 6 Fig. 11 abgeänderten Hauptkern besitzen, vermag nur mehr ein Bruchteil auszuschlüpfen. Hier liegt also die Grenze zwischen normalem Altern des Kernes und Degeneration. Die folgenden Stadien sind als senile Degeneration zu bezeichnen. So haben sich in Taf. 6 Fig. 5 bereits große Chromatinschollen gebildet, die die Kernmembran unregelmäßig umsäumen. Neben ihnen treten dann erstmals echte Vakuolen auf. Eine andere Modifikation des Zusammenfließens, das Endstadium, ist auf Taf. 6 Fig. 6 und Taf. 5 Fig. 18 dargestellt. Die ganze Chromatinsubstanz ist zu einigen Riesentropfen vereinigt, welche die ganze Breite des Kernes einnehmen. Daß es sich hier, wie in den vorhergehenden Fällen um reines Chromatin handelt, ist aus der tiefroten Boraxkarminfärbung zu entnehmen. Die Tropfen sind annähernd strukturlos, wie es für einen aus zähflüssiger Masse bestehenden Tropfen zu fordern ist. Aus Taf. 5 Fig. 18 ist zu entnehmen, daß während dieser Vorgänge die Nucleolarsubstanz unverändert in Nucleolenform erhalten bleibt. Das Ende des geschilderten Entmischungsprozesses ist der Tod, die völlige Desorganisation des Cysteninhaltes. Schließlich kann man in der Cyste nur mehr einige Brocken braunen Pigmentes nachweisen.

Bei einem Vergleiche einer jeden älteren Cyste (Taf. 5 Fig. 16, Taf. 6 Fig. 9 u. 10) mit eiuer jüngeren (Taf. 5 Fig. 12, Taf. 6 Fig. 3) fällt sofort auf, daß die Kernplasmarelation in den älteren Cysten bedeutend zugunsten des Kernes verschoben ist. Vielleicht liegt hierin der Grund für das schließliche Degenerieren der Tiere.

Eine Reihe weiterer Kernveränderungen, die zum Teil gleichfalls pathologischer Natur sind, soll im folgenden kurz beschrieben werden.

Die Fig. 10 Taf. 6 ist vielleicht geeignet zu lehren, wie die von Greenwood in der *Carchesium*-Cyste beobachtete rundliche Form des Macronucleus zustande kommt. Es mag sich dabei größtenteils um eine einfache Kondensierung des Kernes wie vor der Teilung handeln. Merkwürdig ist die stärker färbbare Ansammlung von Chromatintröpfchen in der Mittellinie des Kernes.

Ein auffallendes Kernbild zeigt Taf. 6 Fig. 9. Ob es sich dabei um Verschmelzung der beiden Kernschenkel oder um die Bildung eines Auswuchses handelt, bleibt unsicher.

Ausgesprochen degenerative Erscheinungen hat man bei Betrachtung von Taf. 6 Fig. 7 u. 8 vor sich. Es handelt sich um den Austritt von Kernsubstanzen aus dem Hauptkern. Die einheitlich gefärbten roten Tropfen Taf. 6 Fig. 7 sind sicherlich reine Chromatintropfen. Es kommt auch vor, daß sich Nucleolen in den Chromatintropfen finden, die dann gewöhnlich in der Einzahl im Centrum des Tropfens liegen. Ein solcher nucleolushaltiger Tropfen ist der große rechts unten Taf. 6 Fig. 8. Die Entstehung dieser Tropfen wird bei Betrachtung der Taf. 6 Fig. 7 ohne weiteres klar. Das Chromatin fließt aus kleinen Löchern der Kernmembran und bleibt dann, als zähflüssiger Tropfen sich bald abrundend, im Plasma liegen. Daneben kommt es vor, daß eine Menge kleiner Chromatintropfen aus dem Kern austreten, die sich erst nachträglich zu größeren vereinigen. Die eigentlichen Kerne sind dann immer sehr chromatinarm. Das Ende einer jeden solchen Cyste ist der Tod, die einzelnen Kernelemente degenerieren zu braunem Pigment.

Es bleibt nur mehr eine Art von Kernveränderungen zu besprechen, die in meinen Kulturen aber nur außerordentlich selten auftrat, nämlich eine Aktivierung des Micronucleus. Im allgemeinen bleibt bei der überwältigenden Mehrzahl der untersuchten Cysten der Micronucleus ganz unverändert. Erwähnenswert ist nur, daß er oft seine normale Lage innerhalb der Kernschlinge aufgibt und irgendwo an der Peripherie des Körpers liegen bleibt. Man muß bei der Beurteilung der Micronucleusverhältnisse sehr vorsichtig sein, denn leicht ergeben sich Verwechslungen mit kleinen aus dem Kern ausgetretenen Chromatintropfen. In einigen wenigen Fällen fand ich eine Verdoppelung des Micronucleus — eine weitergehende Vermehrung konnte ich in keinem Falle beobachten. Taf. 6 Fig. 12 zeigt eine der Cysten, die zwei Micronuclei enthielt. Es handelt sich hier um einen Versuch der Parthenogenese innerhalb der Cyste. Eine ähnliche Aktivierung des Micronucleus ohne wirkliche Parthenogenese fand Popoff (1910), wenn er Paramäcien in CO_2-haltiges

Wasser brachte und bei *Stylonychia mytilus* bei Verbringung in harnsäurehaltiges Wasser.

Wirkliche Regenerationscysten fand ich in keinem Falle, womit aber nicht gesagt sein soll, daß sie bei *Vorticella* niemals vorkommen. Jedenfalls aber dürfte ein etwaiges Auftreten sehr selten sein. Ich habe während $^3/_4$ Jahre Vorticellencysten unter natürlichen und experimentellen Bedingungen (Wärme, Kälte, Austrocknen usf.) untersucht, ohne etwas zu finden. Wenn man die Literatur auf Angaben hin prüft, die für das Auftreten von Regenerationscysten sprechen, so bleibt nur Fabre-Domergue (1888). Denn die Mitteilungen Stein's und Evert's über einen Kernzerfall sind sicherlich auf degenerative oder parasitäre Vorgänge zurückzuführen. Fabre-Domergue sagt, daß er einen Kernzerfall beobachten konnte, der nicht auf Kernparasiten zurückzuführen ist und dessen Bedeutung ihm unklar blieb. Leider gibt er keine Abbildung, so daß es schwer ist zu entscheiden, ob hier wirklich Regenerationscysten vorlagen oder nicht vielmehr „Degenerationscysten", etwa der Art, wie eine Taf. 6 Fig. 6 abgebildet ist.

b) Das Ausschlüpfen.

Die Bedingungen, welche das Ausschlüpfen aus den Cysten nach kürzerer oder längerer Ruhezeit herbeiführen, werden im experimentellen Teil behandelt, an dieser Stelle soll lediglich auf die Morphologie des Ausschlüpfens eingegangen werden. Als Typus soll das Ausschlüpfen einer etwa 2 Monate alten Cyste geschildert werden, die aus dem alten Kulturwasser, in dem sie sich gebildet hatte und in dem sie immer verblieben war, in frisches, bakterienhaltiges Wasser gebracht wurde. Das erste Anzeichen des Wiedererwachens ist, wie in allen anderen näher untersuchten Fällen (z. B. Prowazek für *Stylonychia pustulata*, Pénard für *Vorticella muralis* usw.), in dem Auftreten der kontraktilen Vakuole gegeben. Sie erreicht etwa den doppelten Durchmesser der Vakuole einer freien Vorticelle, erscheint im Verhältnis aber bedeutend größer, da ja die ganze Cyste kleiner ist als das freie Tier. Der Moment des Auftauchens der Vakuole ist individuell verschieden. Sie konnte oft schon 5—10 Minuten nach Verbringung in das frische Wasser, in anderen Fällen erst nach einer oder einigen Stunden erkannt werden. Die Systole, die zunächst etwa alle 10 Minuten erfolgt, geht ziemlich langsam vor sich.

Bald sieht man auch verschiedene schwache Strömungen im Plasma, die sich in Verlagerungen der stark lichtbrechenden Körnchen

bemerkbar machen und wohl den Anlaß für die Bildung der Differenzierungen der oberen Körperhälfte, Peristomsaum, Discus usw. geben. Der Peristomsaum ist bei seinem ersten Deutlichwerden bereits ebenso weit geschlossen wie bei einem Schwärmer, also ziemlich weit. Daß die undulierende Membran und die Wimpern der adoralen Spirale schon innerhalb der Cyste angelegt werden, konnte an dem lebhaften Schlagen der Membranellen nach der Systole der kontraktilen Vakuole erkannt werden.

Sehr merkwürdig ist, daß die Pulsationsfrequenz der Vakuole allmählich abnimmt, wobei die Vakuole zugleich an Größe gewinnt (Taf. 5 Fig. 5). Welchen Umfang sie annehmen kann, zeigt besser, als man es mit Worten beschreiben könnte, Taf. 5 Fig. 6 u. 7.

Bald reißt die innere Entocyste und das Plasma preßt sich eng an die äußere Entocyste. Diese ist offenbar elastisch, denn sie wölbt sich an einer Stelle ziemlich weit vor (Taf. 5 Fig. 6). Schließlich bildet sich über etwa $^1/_3$ des Umfanges der äußeren Entocyste ein Riß und das Plasma kann sich nach außen ergießen. Es fragt sich nun, worauf das Reißen der Membranen zurückzuführen ist. Goodey (1913) gibt für *Colpoda* an, daß die Entocyste durch ein Enzym vollkommen aufgelöst wird. Fabre-Domergue (1888) nimmt für *Vorticella* an, daß die Sprengung der Membran durch das in das Plasma aufgenommene Wasser herbeigeführt wird. Eine Enzymwirkung ist nun mit Sicherheit bei *Vorticella* nicht nachzuweisen, immerhin ist die Möglichkeit des Vorhandenseins eines Enzyms zuzugeben. Daneben spielt aber sicherlich ein vom Plasmakörper ausgeübter Druck eine große Rolle, wie aus der Vorwölbung der äußeren Entocyste zweifellos entnommen werden kann. Am Zustandekommen des Druckes dürften zwei Faktoren beteiligt sein: 1. Wasser, das in das Plasma aufgenommen wird, und 2. das in der Riesenvakuole enthaltene Wasser. Daß die Riesenvakuole nicht bedeutungslos ist, erhellt aus der Konstanz ihres Vorkommens. Sie tritt bei jeder einzelnen Cyste vor dem Ausschlüpfen auf. Man sieht sie nicht nur bei gepreßten Cysten, wie Fabre-Domergue meinte, sondern auch bei frei in der Uhrschale liegenden Cysten. Übrigens kommen Riesenvakuolen vor dem Ausschlüpfen auch bei anderen Infusorien vor, so erwähnt sie Pénard (1922) bei *Pseudomicrothorax agilis* und — hier allerdings nicht als konstantes Vorkommen — bei *Tillina magna*.

Das erste Ausfließen des Plasmas aus der geöffneten Cyste geht rasch, explosionsartig vor sich, wobei das Tier bis etwa zur Hälfte des Körpers frei wird (Taf. 5 Fig. 7). In dieser Lage bleibt

es einige Minuten ruhig liegen. Dann setzt Kontraktion der Längsmuskeln ein, die offenbar unmittelbar vorher gebildet wurden. Um ihre Wirkungsweise zu verstehen, muß erst die Lage des Risses mit Rücksicht auf die Polarität des Tieres betrachtet werden. Man sieht, daß die Rißstelle immer ziemlich weit von der neuangelegten Mundscheibe entfernt ist, oft sogar ziemlich genau am entgegengesetzten Pole liegt. Durch das Kontrahieren und Wiederausdehnen der Längsmuskeln nun wird der Plasmakörper infolge des entstehenden Rückstoßes allmählich ruckweise ganz nach außen geschoben.

Die ersten Pulsationen der kontraktilen Vakuole eines eben frei gewordenen Tieres sind immer noch durch ungewöhnliche Größe der Vakuolen ausgezeichnet. Dies beweist, daß die osmotischen Verhältnisse des Tieres noch nicht normal sind. Die Systole der Riesenvakuolen ist durch ihren verhältnismäßig raschen Verlauf bemerkenswert. Infolgedessen fließt das Plasma schnell im Vakuolenraume zusammen, wobei unregelmäßige Einschrumpfungen der Oberfläche entstehen, die erst beim nächsten Anschwellen wieder ausgeglichen werden. Der maximale Durchmesser der Vakuole wird bei jedem Anschwellen kleiner, die normale Größe wird aber erst nach Ausbildung des Tieres zum fertigen Schwärmer erreicht.

Die Pellicula gestaltet sich nach dem Freiwerden endgültig aus. Die vorher nicht sichtbare Streifung wird allmählich deutlich (Taf. 5 Fig. 8). Ist dies geschehen, beginnt sich ein hinterer Wimperkranz zu bilden (Taf. 5 Fig. 9). Die Stelle seiner Entstehung schnürt sich etwas ein, man sieht die Cilien außerordentlich rasch hervorwachsen. Unter rhythmischen Muskelkontraktionen nimmt der Körper die Schwärmergestalt an. Hat das Tier diese erreicht (Taf. 5 Fig. 10) beginnt es mit großer Lebhaftigkeit umherzuschießen. Erwähnenswert ist die bedeutende Metabolie der Schwärmer. Sie zwängen sich unter weitgehenden Gestaltsveränderungen durch oft nur kleine Detrituslücken, was bei Schwärmern, die sich aus von den Stielen abgelösten Tieren bilden, lange nicht in diesem Maße vorkommt. Besonders schön wird die Metabolie auch sichtbar, wenn sich die Tiere nach etwa 30 Minuten Schwärmen festzusetzen beginnen. Vor Sekretion des Stieles werden nämlich schnelle kreisende Bewegungen vollführt, wobei oft geradezu korkzieherartige Einfaltungen des Körpers auftreten, da das Vorderende noch zu drehen versucht, während das Hinterende schon etwas festliegt. Die Bildung des Stieles geht mit großer Schnelligkeit vor sich, schließlich entfaltet das Tier seine Mundscheibe und beginnt Bakterien einzustrudeln.

Soweit ich die Literatur übersehe, finden sich in ihr keine ausführlicheren Angaben über das Ausschlüpfen solitärer Vorticellen. Bei Lachmann (1856) und Fabre-Domergue (1888) finden sich kurze Notizen, so schreibt letzterer z. B. nur: „. . . je pus voir les Vorticelles sortir par l'ouverture ainsi produite, sécréter une couronne postérieure de cils et nager librement au dehors. La vésicule avait peu à peu repris son volume et s'était mise à pulser régulièrement.“ Einen anderen Modus des Ausschlüpfens beschreibt Stein (1849) für *Vorticella microstoma*, Pénard (1922) für *Vorticella muralis*. Es handelt sich darum, daß eine auf dem ursprünglichen Stiele sitzende Vorticellencyste sich von der Hülle freimacht und das Tier das neue Leben im Zusammenhange mit dem alten Stiele beginnt. Etwas Derartiges konnte ich nicht beobachten, da sich ja meine Cysten immer von den Stielen trennten.

Dagegen fand ich bei *Vorticella microstoma* noch eine andere Modifikation. Ich sah nämlich, wenn auch nicht allzuoft, in den Ausschlüpfungskulturen Cysten, deren Inhalt in lebhafter Rotation begriffen war. Nach dem Reißen der Membran sah ich einen bereits vollkommen entwickelten Vorticellenschwärmer herauskommen, dessen hinterer Wimperkranz das Rotieren ermöglicht hatte (Taf. 5 Fig. 11). Beim normalen Ausschlüpfen dagegen fand keinerlei Rotation statt und das Tier wurde, wie wir sahen, auf einem noch ziemlich unfertigen Stadium frei, ohne hinteren Wimperkranz, mit einer Riesenvakuole usw. Es lag zunächst der Verdacht nahe, es möchte die verschiedene Art des Ausschlüpfens durch Artverschiedenheiten bedingt sein. Durch fortgesetzte Beobachtung der Schwärmer bis zur vollzogenen Umbildung in das festsitzende Tier konnte aber nachgewiesen werden, daß es sich um typische *Vorticella microstoma* handelte. Dieser exakte Nachweis gelang nur in wenig Fällen, da man bei der Lebhaftigkeit der Tiere sich auf Beobachtung jener Schwärmer beschränken mußte, denen unterhalb des Deckglases nur ein kleiner, allseits von Detritus umschlossener Raum zur Verfügung stand.

Das Ausschlüpfen auf verschiedenen Entwicklungsstadien ist meines Wissens bisher bei anderen Infusorien noch nicht nachgewiesen und es fragt sich auf welche Gründe es zurückzuführen ist. Ich erkläre es so, daß die oben besprochenen Faktoren, die das Reißen der Membran bedingen, und die inneren Faktoren, welche die Ausgestaltung des Tieres herbeiführen, zwar von den gleichen Ursachen bedingt werden, aber doch ziemlich unabhängig voneinander wirken. Nachdem die rotierenden Tiere erst nach dem normalen

Freiwerden der meisten anderen auftraten, ist anzunehmen, daß hier mit der Wasseraufnahme etwas nicht stimmte oder die Entocyste ausdehnungsfähiger als gewöhnlich war. Jedenfalls ist das Reißen der Membran hier auf die stürmischen Bewegungen des Schwärmers oder auf Enzymwirkung zurückzuführen, da dieser eine ganz normale Vakuole hatte, so daß Reißen infolge Druckes nicht in Frage kommt.

B. Experimenteller Teil.

a) Bedingungen der Encystierung.

In der älteren Literatur ist, wenn die Rede auf die Bedingungen der Encystierung kommt, fast immer nur von Austrocknungsgefahr zu lesen. Natürlich nur, wenn man die Cysten im Auge hat, die man jetzt als Schutzcysten zu bezeichnen gewohnt ist. So geben Austrocknungsgefahr an: Claparède und Lachmann (1858), Stein (1849), der außerdem noch einen starken Fäulnisprozeß nennt, Cienkowsky (1855) und Rhumbler (1888). Fabre-Domergue (1888) spricht von: 1. Nahrungsmangel, 2. Änderungen der Außenbedingungen infolge Tätigkeit von Fäulnisbakterien. Im allgemeinen wird nach ihm die Encystierung durch Änderung der chemischen oder physikalischen Beschaffenheit der Umgebung hervorgerufen, welche für den Organismus schädliche Bedingungen schafft. Bütschli gibt in seinem Infusorienwerke an: 1. Austrocknungsgefahr, 2. Nahrungsmangel, 3. Fäulnis. Römer (1893) sagt für *Vorticella vaga:* „Beim Austrocknen des Wassers, bei mangelnder Nahrung oder bei anderen die Existenz bedrohenden Einflüssen scheiden sie diese Dauercysten ab.“ Nach Prowazek (1895) ist die Encystierung zurückzuführen auf Abnahme der Nahrung, sowie „Auftreten von gewissen Microorganismen im letzten Stadium der Fäulnis der Kultur, die vielleicht gewisse organische Fermente ausscheiden oder in den für Stylonychien günstigen Gasverhältnissen eine schädigende Änderung durch ihre Lebensprozesse herbeiführen“. Fauré-Frémiet (1906) sagt für *Opisthonecta Henneguyi:* „Les conditions physiologiques de l'enkystement sont difficiles à déterminer, le moindre trouble, telle qu'asphyxie ou enpoisonnement faible suffit pour l'empêcher, la présence d'une trace d'acide tartrique semble pourtant l'accélérer, tandis que la présence d'acide phosphorique à 0,06 % le retarde considérablement“. R. Hertwig erreichte nach Prowazek durch Einwirkenlassen von Kälte Encystierung bei *Dileptus.* Enriquez (1907) nimmt für *Vorticella microstoma* besonders chemische Einflüsse und Nahrungsmangel an. Stolte (Vortrag auf dem deutschen Zoologentag (1922)) fand

für *Blepharisma* unter anderem, daß die eigenen Stoffwechselprodukte, nicht aber die fremder Infusorien Encystierung herbeiführen. Sie wird unmöglich gemacht durch Anwesenheit von Algen und durch Konjugation.

Genauere statistische Versuche wurden meines Wissens noch nicht angestellt. Mein Bestreben war die Wirkungsweise einiger Faktoren zu ermitteln, die in der Natur wohl am ehesten auftreten können: 1. Nahrungsmangel. 2. Stoffwechselprodukte. 3. Saure Reaktion des Wassers. 4. Alkalische Reaktion des Wassers. 5. Sauerstoffmangel. 6. Austrocknungsgefahr.

Um abgesehen von dem zu prüfenden Faktor möglichst gleichartige Bedingungen zu erhalten wurde folgendermaßen vorgegangen: die verschiedenen Kulturen wurden in gleich großen Uhrschälchen von 5 mm Durchmesser gehalten, die Wassermenge betrug immer 0,75 ccm. Das Kulturwasser wurde einem größeren Aquarium entnommen, dessen Wasser rein war und gut durchlüftet wurde. Die Reaktion des Wassers war neutral. Als Nahrung bei den nicht dem Hunger ausgesetzten Kulturen wurde *Bacterium fluorescens* benutzt, das in Reinkulturen in Agarröhren gezüchtet wurde. Eine kleine Zugabe zu dem Kulturwasser genügte um dieses sehr nahrungsreich zu machen. Selbstverständlich wurde die Kulturflüssigkeit jeden Tag gewechselt. Da die Vorticellen mit ihren Stielen am Glase festhaften, läuft man bei einiger Vorsicht beim Wasserwechsel keine Gefahr Tiere zu verlieren. Das tägliche Abzählen mußte wegen der Kleinheit der Tiere unter dem Mikroskop unter Zuhilfenahme eines Kreuztisches bei schwacher Vergrößerung vorgenommen werden. Wegen des Festsitzens konnte das Abzählen auch bei großen Zahlen mühelos und genau erfolgen. Bei Kulturen, die sich lebhaft vermehrten, mußte alle paar Tage eine Kultur mit wenigen Ausgangsindividuen abgezweigt werden um die Übersichtlichkeit zu bewahren.

Die oben erwähnte Kulturflüssigkeit, gut durchlüftetes, neutral reagierendes, mit Futter versehenes Kulturwasser wurde bei den Kulturen Vβ 7 und Vβ 18 (Tab. 1) benützt, welche als Kontrollkulturen dienten. Man sieht bei ihnen eine regelmäßige gute Vermehrung, bei einer Vermehrungsrate von täglich 2—2$^1/_2$ Teilungen. Sie ist nicht ganz konstant, da die Kulturen bei Zimmertemperatur gehalten wurden und diese etwas schwankte. Es erfolgte so gut wie keine Encystierung, nur hin und wieder war eine einzelne Cyste zu sehen, welche wohl aus inneren Ursachen entstanden war.

Die Kulturen Vβ 8 und Vβ 19 (Tab. 1) zeigen die Einwirkung des Hungers. Dieser wurde auf folgende Weise herbeigeführt: Um

die übrigen Bedingungen möglichst ähnlich wie in den Kontrollkulturen zu gestalten um nur allein die Hungerwirkung vor sich zu sehen, wurde zunächst ein Kulturwasser wie in den Kontrollkulturen hergestellt. Dieses wurde dann abgekocht, so daß alle lebendigen Keime abgetötet wurden. Dann wurde durchlüftet und die so gewonnene Flüssigkeit zu den mit möglichst wenig Wasser aus dem Heuaufguß in das Uhrschälchen gebrachten Vorticellen gegeben. Der Erfolg war, daß am 5. oder spätesten 6. Tage der Hungerwirkung alle Tiere encystiert waren. Die bedeutende Wirkung des Hungers läßt sich besonders an dem großen Sprunge feststellen, der in den beiden Kulturen am 2. Tage der Einwirkung auftritt: in Kultur Vβ 8 von 9,33 Proz. Cysten zu 79,35 Proz.; in Kultur Vβ 19 von 7,84 Proz. zu 61,29 Proz.

Die Kultur Vβ 10 (Tab. 1) sollte zeigen, ob die Stoffwechselprodukte von *Paramaecium* Encystierung veranlassen. In einem Heuaufgusse ist es ja typisch, daß die Vorticellen sich encystieren, wenn Paramäcien in stärkerem Maße auftreten. Es mußte danach gestrebt werden die Versuchsanordnung so zu gestalten, daß es nur die Stoffwechselprodukte waren, die einwirkten. Dazu wurde in ein Reagenzrohr mit dem reinen Kulturwasser aus einem mit Paramäcien dicht besiedeltem Heuaufgusse eine riesige Menge dieser Tiere gebracht und 10 Tage lang vor Beginn des Versuches kultiviert. Dann wurde jeden Tag dem Reagenzrohre eine entsprechende Portion Wassers entnommen und die Paramäcien durch Zentrifugieren entfernt. Das so gewonnene Paramäcienlose, aber Paramäcienstoffwechselprodukte enthaltende Wasser wurde durchlüftet, mit Bakterien versehen und zum Kulturversuch benützt. Es zeigte sich dann, daß keine höhere Encystierungsrate vorliegt als bei den Kontrollversuchen. Die Stoffwechselprodukte der Paramäcien können im Heuaufgusse also für die Encystierung nicht verantwortlich gemacht werden. Es zeigte sich dagegen, daß bei genau der gleichen Versuchsanordnung mit dem einzigen Unterschiede, daß die zahlreichen Paramaecien in dem Kulturwasser belassen wurden, sehr wohl Encystierung auftritt. Und zwar waren, wie aus Kultur Vβ 9 hervorgeht, am 8. Tage sämtliche Vorticellen encystiert. Ich glaube, daß man dafür Sauerstoffmangel verantwortlich machen muß. Denn wurde das Kulturwasser auch jeden Tag vor dem Wechsel durchlüftet, zeigte es sich doch, daß die Paramaecien sich schon nach wenigen Stunden an den Rändern des Wassers in dichten Scharen versammelten, wahrscheinlich, weil von dort eben der Sauerstoff hereindiffundierte.

Tabelle I.

Kultur V β 7.

Freie Tiere	in Proz.	Cysten	in Proz.	Datum	Bemerkungen
28	100	0	0	1. VI. 1922	
105	100	0	0	2. „	
334	99,4	2	0,6	3. „	reduziert auf 15
67	100	0	0	4. „	
162	100	0	0	5. „	
536	100	0	0	6. „	reduziert auf 28
98	100	0	0	7. „	
356	100	0	0	8. „	reduziert auf 4
15	100	0	0	9. „	
62	98,41	1	1,59	10. „	
234	99,57	1	0,34	11. „	

Kontrollkultur: Durchlüftetes, neutral reagierendes Kulturwasser, reichlich Bakterien.

Kultur V β 18.

Freie Tiere	in Proz.	Cysten	in Proz.	Datum	Bemerkungen
42	100	0	0	5. VII. 1922	
145	100	0	0	6. „	
557	100	0	0	7 „	reduziert auf 12
44	100	0	0	8. „	
147	100	0	0	9. „	
569	100	0	0	10. „	reduziert auf 5
17	100	0	0	11. „	
67	98,53	1	1,47	12. „	
241	99,59	1	0,41	13. „	reduziert auf 6
25	100	0	0	14. „	
114	98,28	2	1,72	15. „	

Kontrollkultur: Durchlüftetes, neutral reagierendes Kulturwasser, reichlich Bakterien.

Kultur V β 9.

Freie Tiere	in Proz.	Cysten	in Proz.	Datum
17	100	0	0	1. VI. 1922
35	97,22	1	2,78	2. „
62	98,41	1	1,59	3. „
88	83,81	17	16,19	4. „
52	48,15	56	51,85	5. „
31	25,41	91	74,59	6. „
25	19,38	104	80,62	7. „
8	5,75	131	94,25	8. „
0	0	141	100	9. „

Durchlüftetes Wasser mit reichlich Bakterien und sehr zahlreichen Paramäcien.

Tabelle I (Fortsetzung).

Kultur V β 10.

Freie Tiere		Cysten		Datum	Bemerkungen
	in Proz.		in Proz.		
8	100	0	0	1. VI. 1922	
21	100	0	0	2. „	
59	100	0	0	3. „	
191	98,96	2	1,04	4. „	
574	98,28	10	1,72	5. „	reduziert auf 19
62	100	0	0	6. „	
204	98,55	3	1,45	7. „	
669	98,82	8	1,18	8. „	reduziert auf 3
10	100	0	0	9. „	
36	100	0	0	10. „	
137	98,56	2	1,44	11. „	

Durchlüftetes Wasser mit reichlich Bakterien und Paramäcienstoffwechselprodukten.

Kultur V β 8.

Freie Tiere		Cysten		Datum
	in Proz.		in Proz.	
35	100	0	0	1. VI. 1922
68	90,67	7	9,33	2. „
19	20,65	73	79,35	3. „
2	2,08	94	97,92	4. „
0	0	96	100	5. „

Abgekochtes, durchlüftetes, neutral reagierendes Kulturwasser.

Kultur V β 19.

Freie Tiere		Cysten		Datum
	in Proz.		in Proz.	
28	100	0	0	5. VII. 1922
47	92,16	4	7,84	6. „
24	38,71	38	61,29	7. „
9	11,11	72	88.89	8. „
1	1,19	83	98,81	9. „
0	0	84	100	10. „

Abgekochtes, durchlüftetes, neutral reagierendes Kulturwasser.

Kultur V β 13.

Freie Tiere		Cysten		Datum
	in Proz.		in Proz.	
23	100	0	0	19. VI. 1922
8	53,33	7	46,67	20. „
7	36,84	12	63,16	21. „
3	13,64	19	86,36	22. „
0	0	22	100	23. „

Abgekochtes, durchlüftetes, 0,125 proz. NaOH enthaltendes Kulturwasser.

Tabelle I (Fortsetzung).

Kultur Vβ 20.

Freie Tiere	in Proz.	Cysten	in Proz.	Datum
20	100	0	0	5. VII. 1922
24	100	0	0	6. „
15	55,56	12	44,44	7. „
0	0	28	100	8. „

Abgekochtes, durchlüftetes, 0,12 proz. NaOH enthaltendes Kulturwasser.

Kultur Vβ 23.

Freie Tiere	in Proz.	Cysten	in Proz.	Datum
24	100	0	0	16. VII. 1922
33	100	0	0	17. „
48	100	0	0	18. „
25	96,16	1	3,84	19. „
17	77,28	5	22,72	20. „
5	45,45	6	54,55	21. „
0	0	7	100	22. „

Abgekochtes, durchlüftetes, 0,07 proz. HCl enthaltendes Kulturwasser. Großer Teil der Tiere verhungert.

Kultur Vβ 11.

Freie Tiere	in Proz.	Cysten	in Proz.	Datum	Bemerkungen
22	100	0	0	16. VI. 1922	
28	90,32	3	9,68	17. „	
49	94,23	3	5,77	18. „	
74	94,87	4	5,13	19. „	
145	97,12	4	2,88	20. „	reduziert auf 8
20	100	0	0	21. „	
78	100	0	0	22. „	
272	100	0	0	23. „	reduziert auf 3
9	100	0	0	24. „	
29	100	0	0	25. „	

Durchlüftetes, reichlich Bakterien enthaltendes, 0,06 proz. NaOH enthaltendes Kulturwasser.

Kultur Vβ 12.

Freie Tiere	in Proz.	Cysten	in Proz.	Datum	Bemerkungen
8	100	0	0	16. VI. 1922	
13	100	0	0	17. „	
20	95,24	1	4,76	18. „	
35	97,22	1	2,78	19. „	
72	97,30	2	2,70	20. „	
145	97,32	4	2,68	21. „	reduziert auf 4
9	100	0	0	22. „	
20	100	0	0	23. „	
39	100	0	0	24. „	
81	98,78	1	1,22	25. „	

Durchlüftetes, reichlich Bakterien enthaltendes, 0,12 proz. NaOH enthaltendes Kulturwasser.

Tabelle I (Fortsetzung).

Kultur Vβ 21.

Freie Tiere	in Proz.	Cysten	in Proz.	Datum	Bemerkungen
16	100	0	0	16. VII. 1922	
31	100	0	0	17. „	
175	100	0	0	18. „	reduziert auf 4
21	100	0	0	19. „	
86	100	0	0	20. „	
324	100	0	0	21. „	reduziert auf 3
11	100	0	0	22. „	
48	100	0	0	23. „	
216	100	0	0	24. „	reduziert auf 5
21	100	0	0	25. „	
87	100	0	0	26. „	

Durchlüftetes, reichlich Bakerien enthaltendes, 0,025 proz. HCl enthaltendes Kulturwasser. Vom 18. VII.—23. VII. zahlreiche Conjugationen.

Kultur Vβ 22.

Freie Tiere	in Proz.	Cysten	in Proz.	Datum	Bemerkungen
35	100	0	0	16. VII. 1922	
77	100	0	0	17. „	
305	100	0	0	18. „	reduziert auf 10
35	100	0	0	19. „	
129	98,47	2	1,53	20. „	
525	99,43	3	0,57	21. „	reduziert auf 5
18	100	0	0	22. „	
75	100	0	0	23. „	
314	100	0	0	24. „	reduziert auf 3
12	100	0	0	25. „	
50	100	0	0	26. „	

Durchlüftetes, reichlich Bakterien enthaltendes, 0,07 proz. HCl enthaltendes Kulturwasser. Vom 19. VII.—25. VII. Conjugationen.

Daß *Vorticella microstoma* gegen chemische Einflüsse überhaupt nicht so sehr empfindlich ist, oder darauf wenigstens nicht so sehr mit Encystierung antwortet, geht aus den Kulturen Vβ 11 und Vβ 12, Vβ 21 und Vβ 22 (Tab. 1) hervor. Bei allen diesen 4 Kulturen waren reichlich Sauerstoff und viele Bakterien vorhanden, dagegen zeigte Kultur Vβ 11 0,06 Proz. NaOH, Vβ 12 0,12 Proz. NaOH, Vβ 21 0,025 Proz. HCl, Vβ 22 0,07 Proz. HCl. Wie aus den Kulturdaten hervorgeht, trat aber nirgends in erwähnenswertem Maße Encystierung auf. Bei Kombination der Faktoren 0,07 Proz. HCl und Hunger (Kultur Vβ 23) zeigte es sich sogar, daß HCl der Encystierung hinderlich ist. Ein großer Teil verhungerte einfach ohne sich encystiert zu haben. Äußerlich war die Hungerwirkung schon daran

zu sehen, daß die freien Tiere gegenüber normalen, wohlgefütterten Exemplaren außerordentlich verkleinert erschienen. Beiläufig sei bemerkt, daß in den schwach mit HCl versetzten Kulturen Vβ 21 und Vβ 22 auffallend viele Konjugationen auftraten. Bei den Kulturen Vβ 13 und Vβ 20, einer Kombination von 0,12 Proz. NaOH und Hunger, scheint gegenüber den Kulturen, bei denen allein Hunger einwirkte, eine geringe Beschleunigung der Massenencystierung vorzuliegen.

Den Einfluß des Sauerstoffaktors gelang es mir nicht auf vollkommen einwandfreie Art nachzuweisen. Zählkulturen waren nicht möglich. Ich versuchte folgendes: In eines der 5 mm Uhrgläschen wurden sehr zahlreiche Vorticellen gebracht. Dann wurde Kulturwasser abgekocht, also luftleer gemacht. Damit wurde das vorher möglichst entleerte Uhrglas vollkommen gefüllt und dann mit einer Glasplatte so verschlossen, daß keine Luftblase mit eingeschlossen wurde. Das Ganze wurde in einer feuchten Kammer aufbewahrt. Es zeigte sich dann am nächsten Tage, daß die Vorticellen keinen vollständigen Sauerstoffentzug vertragen, sie waren alle gestorben. Ich konnte nur eine Art Indizienbeweis führen, das Sauerstoffmangel großen Einfluß hat. In eines der Uhrgläser wurde wiederum eine sehr große Menge Vorticellen gebracht, das Ganze ohne vorher luftleer gemacht worden zu sein auf die oben beschriebene Art verschlossen, nachdem noch reichlich Bakterien zugefügt waren. Am 2. Tage war ein großer Teil, am 3. Tage alles encystiert. In Kontrollversuchen, in denen eine größere Luftmenge zwischen Wasser und Glasplatte belassen wurde, fing die Hauptmasse der Tiere erst am 4. Tage an sich in großem Maßstabe zu encystieren. Dieser Unterschied war bei mehrere Male wiederholten Versuchen vorhanden und ich glaube, daß man ihn nur darauf zurückführen kann, daß bei der ersten Kulturart Sauerstoffmangel auftrat. Der Einwand allerdings, daß die CO_2 Anhäufung mit an der Encystierung schuld sei, läßt sich nicht leicht entkräften.

Einer Klärung war noch die Frage bedürftig, inwieweit man durch Eintrocknenlassen von Infusorien Encystierung hervorrufen kann. Cienkowsky (1855) erreichte durch langsames Eintrocknenlassen der verschiedensten Infusorien Cysten der betreffenden Tiere. Rhumbler (1888) sah Colpidien sich encystieren, wenn er einen diese Infusorien enthaltenden Tropfen auf den Objektträger unter dem Schutze einer Glasglocke und feuchter Fließpapierstückchen eintrocknen ließ. Da das einfache Eintrocknenlassen auf dem Objektträger Fabre-Domergue (1888) bei dem nämlichen Objekte keinen Erfolg brachte, leugnete er eine Cystenerzeugung durch Eintrocknen

ganz ab. Bütschli (1889) nimmt eine vermittelnde Stellung ein, daß Fabre-Domergue mit dem Eintrocknenlassen keine Cysten erzielt habe, erklärt er mit der zu rohen Methode. Eigene in dieser Richtung gehende Versuche ergaben Bütschli kein Resultat, immerhin glaubt er, daß das Eintrocknen eine Rolle spielen könne, wenn auch keine so ausschlaggebende, als man früher annahm. Cienkowsky (1855) wandte ein Verfahren an, welches das Austrocknen sehr langsam vor sich gehen ließ. Er brachte seine Objektträger mit den Infusorien enthaltenden Tropfen auf kleine Gegenstände, die er in eine mit Wasser bedeckte Untertasse legte. Das Ganze wurde mit einer Glasglocke bedeckt. Er erhielt mit dieser Methode bei den meisten der von ihm untersuchten Formen, *Nassula*, verschiedenen Stylonychien und Vorticellen usw. innerhalb von 2—7 Tagen Cysten. Bei der langen Zeit, die bis zum endgültigen Austrocknen verstrich, liegt der Verdacht nahe, daß für die Encystierung andere Faktoren verantwortlich zu machen sind, z. B. Fäulnis, Hunger oder Ähnliches. Es galt nun eine Versuchsanordnung zu treffen, welche diese Fehlerquellen nach Möglichkeit ausschloß. Ich brachte eine größere Anzahl von Vorticellen und etwas feinen Detritus in ein Uhrschälchenpaar und kultivierte sie darinnen ein paar Tage lang bei reichlicher Nahrung und vorsichtigem Wasserwechsel. Dadurch erreichte ich, daß sich der ganze Boden des Kulturglases mit einem feinen Überzug von Fremdstoffen, dem Detritus, toten Bakterien usw. bedeckte, welcher beim Austrocknen das Wasser noch zurückhielt, auch wenn dessen Niveau bereits tiefer gesunken war. Das Austrocknen wurde herbeigeführt, indem zwischen die durch Vaseline sonst luftdicht abgeschlossenen Uhrglashälften ein feiner Strohhalm gesteckt wurde. Das Austrocknen erfolgte langsam, es war erst nach 48—56 Stunden beendet. Eine Prüfung ergab dann, daß sich tatsächlich Cysten gebildet hatten, allerdings weniger als vorher freie Tiere vorhanden waren. Schätzungsweise mögen $^2/_3$ der Vorticellen zugrunde gegangen sein, während $^1/_3$ Cysten bildeten. Mindestens für jene Cysten, welche sich nahe dem ursprünglichen Wasserspiegel fanden, muß man Encystierung infolge Austrocknungsgefahr annehmen, da man hier nicht die gleichen Einwände wie bei den Cienkowsky'schen Versuchen machen kann, insbesondere da das Wasser unmittelbar vor Beginn des Eintrocknenlassens gewechselt worden war. Immerhin glaube ich, daß Encystierung infolge Vertrocknung ein in der freien Natur nur selten verwirklichter Vorgang ist. Zweifellos werden bei dem allmählichen Eintrocknen einer Pfütze usw. die oben besprochenen

Faktoren zuerst wirksam werden, von denen wir als die stärksten erkannten den Hunger und Sauerstoffmangel.

b) Bedingungen des Ausschlüpfens.

Bei den älteren Autoren findet man so gut wie keine Angaben über äußere Bedingungen, die das Ausschlüpfen eines Infusors aus seiner Cyste bedingen würden. Es war damals noch nicht üblich die Cysten in ein frisches Medium zu übertragen, man beobachtete sie dauernd im alten um womöglich eine Metamorphose zu einer anderen Form feststellen zu können. So entstand z. B. Stein's Acinetentheorie. Eine Ausnahme wurde nur in den Fällen gemacht, in denen die Cysten zum Eintrocknen gebracht worden waren und dann durch Übergießen mit frischem Wasser wieder zum Leben erweckt wurden (Balbiani mit *Colpoda*, Maupas mit *Gastrostyla*).

Eine neue Periode wird durch die Arbeit Fabre-Domergue's (1888) eingeleitet, obwohl es ihm, wie er selbst sagt, nicht gelang so vollständige Resultate zu erzielen, als er wünschte. Er beschreibt, daß sich verschiedene, nicht näher benannte Infusorienarten an den Wänden des Glasgefäßes encystieren, wenn die Fäulnis und andere Infusorienarten überhand nehmen. Bei Senkung des Wasserspiegels infolge Verdunstung trockneten die Cysten aus. Wenn er dann bis über die Cystenregion Wasser zugoß, schlüpften keine Tiere aus. Dagegen taten sie dies fast immer bereits nach wenigen Stunden, wenn das Gefäß nach vorhergehender Entleerung mit reinem Wasser gefüllt wurde. In einem anderen Falle, bei *Colpoda*, bemerkte er, daß starkes Schütteln des Gefäßes und die damit verbundene Durchlüftung genügten um einige Tiere aus ihrer Hülle hervorzulocken. Außerordentlich leicht lassen sich nach ihm *Ophryoglena flava* und *Vorticella nebulifera* zum Ausschlüpfen bewegen, wenn die kontraktile Vakuole noch pulsiert. Bei ersterer Art genügt dann leichtes Klopfen auf das Deckglas, bei letzterer ein leichter durch das Deckglas ausgeübter Druck, der beim Verdunsten des Wassers auftritt. Rhumbler (1888) gibt an, daß die Dauercysten von *Colpoda* des Austrocknens bedürfen um aufzuspringen. Prowazek (1895) spricht von einem Ausschlüpfen seiner Stylonychien bei Verbringung der Cysten in andere Kulturflüssigkeit oder in veränderte Konzentration.

Goodey (1913), der modernste Untersucher der Ausschlüpfungsbedingungen, arbeitete an *Colpoda cucullus* und untersuchte zunächst den Einfluß verschiedener Temperaturen:

„40° C non excysted after several hours,
30° C many active after 1 hour incubation,

25° C a few active after 1 hour 17 minutes,
20° C a few active after 2 hours 12 minutes."

Das Optimum soll nahe an 30° C liegen. Dann untersuchte er den Einfluß von NaOH und HCl. Unter 0,15 Proz. NaOH erfolgte das Ausschlüpfen leicht und vollständig, bei höherer Konzentration trat Erschwerung ein, die Grenze der Ausschlüpfungsmöglichkeit überhaupt lag bei 0,18 Proz. oder 0,19 Proz. NaOH. Bei einer 0,01 Proz. HCl-Lösung ging das Ausschlüpfen normal vonstatten, bei 0,08 Proz. HCl waren nur mehr wenige freie Tiere zu sehen, die Grenze war 0,1 Proz. HCl.

Calkins (1915) brachte seine Didiniencysten in frisches Wasser und sah sie darinnen ausschlüpfen. Pénard (1922) bringt in seinem Infusorienbuche nur Angaben über Ausschlüpfen nach dem Austrocknen infolge Benetzung, z. B. für *Oxytricha ferruginea*, *Nassula picta*, *Pseudomicrothorax agilis* u. a.

Mehr gelegentliche Beobachtungen zeigten, daß ein ganz verschiedener Prozentsatz der Vorticellencysten ausschlüpfte, je nachdem ich als neues Medium bakterienreiches Infusorienwasser, Brunnenwasser usw. nahm. Dies bewies, daß verschiedene Faktoren ihre Hand im Spiele haben und es galt diese nach Möglichkeit ausfindig zu machen. Die Cysten wurden in das neue Medium in Uhrschalen gebracht und in diesen ca. 15 Stunden belassen. Dann wurde die ganze Kultur mit Essigsäurekarmin fixiert und gefärbt, mit salzsaurem Glyzerin differenziert und gleich in diesem Medium abgezählt um dem bei zahlreichen Übertragungen in verschiedene Flüssigkeiten kaum ganz zu vermeidenden Materialverluste zu entgehen. Es wurden 2 Sorten ausgeschieden: 1. die leeren Cysten, 2. die Cysten, deren Inhalt einen normalen Kernapparat enthielt. Die Ausscheidung konnte nicht einfach nach vollen und leeren Cysten gehen, denn unter den vollen Cysten befindet sich ja immer eine Anzahl degenerierender, in den meisten Kulturen 15—20 Proz. Diese können natürlich nicht ausschlüpfen, auch wenn man ihnen optimale Bedingungen bietet. Würde man sie mitzählen, käme ein falsches Bild heraus. Eine gewisse Ungenauigkeit war auch bei meiner Versuchsanordnung nicht zu vermeiden. Wie schon Fabre-Domergue (1888) zeigte, schlüpfen junge Vorticellencysten sehr leicht auch bei dem geringsten äußeren Anstoß aus. Es wurden deshalb ältere ca. 3 Monate alte Cysten verwendet. Dabei ließ sich aber nicht vermeiden, daß sich unter diesen Cysten eine von 3—5 Proz. wechselnde Anzahl befand, die von vornherein leer war. Man muß annehmen, daß im Heuaufguß nach Beginn der Massenencystierung doch noch

Reize auftreten, z. B. Entwicklung einer neuen Bakterienflora oder ähnliches, welche einzelne Vorticellen zum Wiederausschlüpfen bewegen. Diese Tiere scheinen sich aber auch bald wieder zur Ruhe zu begeben, denn in einer von Massenencystierung befallenen Kultur findet man 5—6 Tage nach Beginn der Encystierungsepidemie kein einziges freies Tier mehr an. In der Rubrik „Ausgeschlüpft" der Tab. IIa und II sind also diese 3—5 Proz. von vornherein leeren Cysten mit enthalten. Da sie aber überall enthalten sind, stören sie nicht übermäßig. Sie wurden nur bei jenen Kulturen weggelassen, bei denen am Mangel der freien Tiere erkannt wurde, daß überhaupt keine ausgeschlüpft waren. Hier wurden nur die Cysten mit normalen Kernen gezählt, denn hier hätte eine Zahl in der Rubrik „Ausgeschlüpft" das Bild wesentlich getrübt.

Als optimale Bedingungen für das Ausschlüpfen stellte sich bald die Kulturflüssigkeit heraus, die bei den Versuchen über Encystierung zu den Kontrollkulturen verwendet worden war: Reines, durchlüftetes Kulturwasser mit reichlich hinzugefügten Bakterien und annähernd neutraler Reaktion. Wie aus den Kulturen V α 22 und V α 40 zu ersehen ist, sind die Ausschlüpfungsergebnisse sehr gute. Sämtliche Kulturen wurden in Zimmertemperatur gehalten. Ihre kleinen Schwankungen machten sich nicht störend bemerkbar, da, wie aus Tab. IIa hervorgeht, die überwiegendste Mehrzahl der Cysten von 13^0-29^0 C ausschlüpft. Diese Kulturen waren bei optimalen Bedingungen gehalten worden.

Es mußte ein Weg gefunden werden um immer nur 1 Faktor auf die Cysten bei sonst gleichbleibender Umgebung einwirken zu lassen. Als konstant bleibendes Kulturmedium wurde für die Kulturen V δ 1—V δ 7 und V δ 15—V δ 21 (Tab. II) das ursprüngliche Kulturwasser benützt, aus einer alten Heuinfusion stammend, die die Vorticellen zu Hunderttausenden enthalten hatte und in der die Cysten seit ihrer Bildung geblieben waren. Das Wasser war infolge von Fäulnisvorgängen ziemlich sauerstoffarm, es hatte wenig Bakterien und es zeigte eine ziemlich starke alkalische Reaktion. Ein Teil des cystenhaltigen Bodensatzes wurde in ein Reagenzrohr gebracht und setzte sich darinnen ab. Dieser konzentrierte Satz wurde dann mit möglichst wenig altem Kulturwasser auf immer gleich große Uhrschalen verteilt. Dann wurde aus dem ursprünglichen Kulturgefäß — einem größeren Aquarium — Wasser geschöpft und dieses Wasser wurde mit dem einen gewünschten Faktor versehen. Sauerstoff wurde durch einstündige Durchlüftung hinzugegeben. Nahrung, indem ein Tropfen meiner *Bacterium fluorescens*-Reinkultur zugegeben

Tabelle II.

Kultur	Ausgeschlüpft		Nicht ausgeschlüpft		Kulturmedium	Dem Ausschlüpfen förderlich	Dem Ausschlüpfen hinderlich
		in Proz.		in Proz.			
V α 22 V α 40	319 186	96,67 97,38	11 7	3,33 2,62	Durchlüftetes, neutrales, reichlich Bakterien enthaltendes Wasser.	Vorhandensein von Nahrung, Sauerstoff, neutrale Reaktion.	—
V α 25 V α 43	61 15	29,76 28,31	144 38	70,24 71,69	Abgekochtes, durchlüftetes, neutral reagierendes Wasser.	Vorhandensein von Sauerstoff, neutrale Reaktion.	Mangel an Nahrung.
V δ 1 V δ 15	273 194	65,71 70,29	144 82	34,29 29,71	Altes Kulturwasser mit reichlich hinzugefügten Bakterien.	Vorhandensein von Nahrung.	Wenig Sauerstoff, alkalische Reaktion.
V δ 2 V δ 16	96 155	34,41 46,83	183 176	65,59 53,11	Altes Kulturwasser, durchlüftet.	Zuführung von Sauerstoff.	Nahrungsmangel, alkalische Reaktion.
V δ 3 V δ 17	0 0	0 0	257 304	100 100	Altes Kulturwasser.	—	Nahrungsmangel, wenig Sauerstoff, alkalische Reaktion.
V δ 4 V δ 18	71 65	17,03 9,85	346 595	82,97 90,15	Altes Kulturwasser, 10 Minuten zentrifugiert.	Wahrscheinlich Zuführung von Sauerstoff.	Nahrungsmangel, alkal. Reaktion, verhältnismäßig wenig Sauerstoff.
V δ 5 V δ 19	129 245	32,49 43,98	268 312	67,51 56,02	Altes Kulturwasser, 10 Minuten stark geschüttelt.	Zuführung von Sauerstoff.	Nahrungsmangel, alkalische Reaktion.
V δ 6 V δ 20	241 269	37,39 40,03	395 403	62,11 59,97	Altes Kulturwasser, neutralisiert.	Neutrale Reaktion.	Nahrungsmangel, wenig Sauerstoff.
V δ 7 V δ 21	875 681	89,56 87,54	102 97	10,44 12,46	Altes Kulturwasser, durchlüftet, neutralisiert, mit reichlich hinzugefügten Bakterien.	Vorhandensein von Nahrung, Sauerstoff, neutrale Reaktion.	—

Tabelle IIa.

Kultur	Ausgeschlüpft	in Proz.	Nicht ausgeschlüpft	in Proz.	Temperatur
V 1	0	0	220	100	9° C
V 2	181	90,45	19	9,55	13° C
V 3	186	97,38	5	2,62	Zimmertemp. 23° C
V 4	449	95,53	21	4,47	29° C

wurde. Neutralisieren des alten Kulturwassers geschah in der Weise, daß zunächst aus altem Kulturwasser eine 0,5 proz. HCl-Lösung hergestellt wurde. Brunnenwasser wurde dazu nicht verwendet wegen seines abweichenden Sauerstoffgehaltes. Diese Lösung wurde dann zum alten Kulturwasser gegeben, bis dieses auf ständige Lackmusproben neutral reagierte. In jede Uhrschale wurden dann 3 ccm der entsprechend zugerichteten Kulturflüssigkeit gebracht.

Die Kulturen V δ 3 und V δ 17 zeigen, daß es nicht nur die Überführung in ein neues Gefäß ist, die das Ausschlüpfen bewirkt.

Die Kulturen V δ 2 und V δ 16 zeigen den Einfluß des isolierten Sauerstoffaktors. In der einen Kultur schlüpften nach dessen Zugabe 34,41 Proz., in der anderen 46,83 Proz. aus. Die Anwesenheit einer ausreichenden Sauerstoffmenge allein genügt also, um die Cysten zum Leben zu erwecken. Auf Sauerstoffzufuhr dürfte auch das Ergebnis der Kulturen V δ 4, V δ 18, V δ 5 und V δ 19 zurückzuführen sein. Das in ziemlich hohem Maße verschiedene Ergebnis der Kulturen wird sich wohl auf die verschiedene Intensität des Zentrifugierens bzw. Schüttelns und den damit verbundenen verschieden hohen Grad der Sauerstoffzufuhr zurückführen lassen.

Den Einfluß des isolierten Nahrungsfaktors zeigen die Kulturen V δ 1 und V δ 15. Hier wurden also lediglich Bakterien zugefügt, ohne daß am Sauerstoffgehalt oder der chemischen Beschaffenheit des Wassers etwas geändert worden wäre. Wir sehen einen kolossal starken Einfluß. 65,71 Proz. und 70,29 Proz. der Tiere befreien sich aus ihren Cysten, also über die Hälfte. Aus den Kulturen V α 25 und V α 43 geht das nämliche hervor. Hier wurde von den optimalen Bedingungen lediglich die Nahrung entfernt und 70 Proz. der Tiere bleiben in ihren Cysten.

Als hinderlich erwies sich für das Ausschlüpfen die starke alkalische Beschaffenheit des alten Kulturwassers. Diese ist vielleicht eine Folge von Stoffwechselprodukten der durch das Wasser

hindurchgegangenen, aufeinanderfolgenden Faunen: *Vorticella, Paramaecium,* endlich Rotatorien, welche alle bei Beginn der Versuche schon längst verschwunden waren. Den Einfluß dieses Faktors als Hemmnis für das Ausschlüpfen kann man aus den Kulturen Vδ 6 und Vδ 20 ersehen, deren Ergebnis an ausgeschlüpften Tieren 37,39 Proz. und 40,03 Proz. ist, nachdem lediglich der Alkalifaktor durch Zugabe von Säure paralysiert war. Aufhebung eines Hemmungsfaktors wirkt also auch bei sonst ungünstigen Bedingungen als Ausschlüpfungsreiz.

Es ist nun möglich, diese drei Faktoren, also Sauerstoff- und Bakterienzufuhr, sowie Neutralisation im alten Kulturwasser zu kombinieren. Wenn sie die für das Ausschlüpfen allein verantwortlichen Faktoren darstellen, dann müßte ein Ergebnis wie bei optimalen Bedingungen erreicht werden, also 96—97 Proz. ausgeschlüpfte Tiere. Tatsächlich ist dies bis zu einem hohen Grade der Fall. Die Kombination wurde in den Kulturen Vδ 7 und Vδ 21 verwirklicht. An ausgeschlüpften Cysten ergaben sich 89,56 Proz. und 87,54 Proz., gegenüber optimalen Bedingungen 7—9 Proz. weniger. Es wäre möglich, daß mir noch ein das Ausschlüpfen veranlassender Faktor von geringer Wirksamkeit entgangen ist. Wahrscheinlicher erscheint, daß im alten Kulturwasser noch das Ausschlüpfen hemmende Faktoren enthalten waren — ich denke dabei an Stoffwechsel- oder Fäulnisprodukte irgendwelcher Art —, welche sich aber gegenüber den als Ausschlüpfungsreiz wirksamen Faktoren nur in den erwähnten 7—9 Proz. durchsetzen konnten.

Wie aus der Versuchsreihe ohne weiteres hervorgeht, kann man die untersuchten Faktoren in zwei Gruppen einteilen: 1. solche, welche direkt als Ausschlüpfungsreiz wirken (Bakterien, O.) und deren Fehlen einen Widerstand gegen das Ausschlüpfen bildet; 2. solche, die das Ausschlüpfen hindern (hier zu starke alkalische Reaktion). Das Hinzutreten eines zum Ausschlüpfen reizenden Faktors oder das Wegfallen eines Hindernisfaktors bewirkt immer nur das Ausschlüpfen eines Teiles der Cysten. Man kann daraus den Schluß ziehen, daß sich diese in verschiedenen physiologischen Zuständen befinden. Auf den einen Teil der Cysten wirkt z. B. ein das Ausschlüpfen bewirkender Faktor (z. B. Bakterien), der isoliert zur Wirkung gebracht wurde, stärker als die hemmende Wirkung des das Ausschlüpfen hindernden Faktors (zu starke alkalische Reaktion) + Fehlen, bzw. nur geringes Vorhandensein des zweiten das Ausschlüpfen bewirkenden Faktors (Sauerstoff). Beim anderen Teil der Cysten überwiegt die Wirkung der letztgenannten Faktoren, sie

bleiben in ihren Cysten. Aus dem Wechselspiel und der verschiedenen Kombination der einzelnen Faktoren erklärt sich der verschiedene Prozentsatz der ausschlüpfenden Cysten.

c) Verhalten nach dem Ausschlüpfen.

Wiederholt versuchte ich die Bildung von Regenerationscysten durch künstliche Mittel herbeizuführen. Unter anderem wollte ich sie dadurch gewinnen, daß ich Vorticellencysten durch Verbringen in frisches Wasser zum Leben erweckte, die freien Tiere gleich darauf hungern und demgemäß von neuem sich encystieren ließ. Trotz mehrmaligen, schnell aufeinanderfolgenden Wiederholens dieser Versuchsbedingungen bei dem nämlichen Material, variiert durch Eintrocknenlassen und dann erst wieder Erwecken, konnte keine Veränderung des Kernapparates erreicht werden. Dagegen beobachtete ich nach dem Freiwerden der Tiere bald Microgametenbildung und darauf folgende Conjugation. Ich beschloß diesen Dingen nachzugehen, da es mir schien, daß diese Conjugationsperiode nach dem Ausschlüpfen sehr wohl ein Ersatz für die von Fermor für *Stylonychia pustulata*, von Calkins für *Didinium nasutum* beschriebene Parthenogenese innerhalb der Cyste sein könnte. Durch eine größere Reihe von Kulturen, die teils in Uhrschälchen, teils in größeren Glasschalen gehalten wurden, stellte ich zunächst fest, daß Conjugationen ganz regelmäßig nach dem Ausschlüpfen auftreten. Um zu entscheiden, ob alle aus den Cysten schlüpfenden Tiere Conjugationen durchmachten oder nur ein Teil, mußte eine genauere Versuchsanordnung festgelegt werden. Ein Herausfischen der einzelnen conjugierenden Tiere war wegen des Festhaftens am Stiele nicht möglich, ohne auch gewöhnliche Individuen aus der dichtbesiedelten Massenkultur zu entfernen. Dann wäre diese Methode auch deshalb nicht sehr genau gewesen, weil bei dem verhältnismäßig nur kurzen Sichtbarbleiben des Microgameten am Macrogameten bei längerer Versuchsdauer, z. B. auch über Nacht, ein Trennen der conjugierenden Tiere von den Nichtconjuganten praktisch nur schwer durchzuführen gewesen wäre. Der eingeschlagene Weg war der folgende: Zu jedem Versuche wurde eine größere Menge von Cysten, eingehüllt in ziemlich viel Detritus, in eine größere Glasschale gebracht. Dort schlüpften die Tiere bei optimalen Bedingungen (siehe Abschnitt Ausschlüpfungsbedingungen) aus, unter denen sie die nächsten Tage über auch gezüchtet wurden. Das Wasser wurde jeden Tag gewechselt und täglich wurden frische Bakterien zugegeben. Da die ausgeschlüpften Tiere sich nun in überwiegender Mehrzahl auf

dem Detritus niedergelassen hatten, konnte leicht jeden Tag ein entsprechender Teil der Kultur auf die Kernverhältnisse hin untersucht werden. Es wurde einfach ein entsprechender Teil des Detritus mit den anhaftenden freien Tieren aus der Kultur entfernt, mit Essigsäurekarmin fixiert und gefärbt und dann in salzsaurem Glycerin differenziert. In diesem Medium wurden die freien Tiere in zwei Gruppen ausgezählt. In die eine kamen jene Individuen, deren Kernapparat in Erneuerung begriffen war. In die andere Gruppe wurden die mit einem normalen Kernapparat versehenen Individuen eingereiht.

Selbstverständlich wurde durch einige Kontrollversuche festgestellt, daß bei Tieren, die frisch aus dem Aufguß entnommen wurden und die keine Encystierung durchgemacht hatten, in Parallelkulturen während einer ebenso langen Kulturzeit keine oder doch nur verschwindend wenige (1—2 Proz.) Conjugationen auftraten, optimale Bedingungen vorausgesetzt. A priori hätte man ja auch an einen Einfluß der vom Natürlichen doch etwas abweichenden Bedingungen in der Uhrschale denken können.

Zur Auswertung der Tabelle III ist zu bemerken: Jene Tiere, die am 1. Tage nach Beginn der Versuchsreihe conjugierten, besaßen gegen Schluß des Versuches am 4. und 5. Tage bereits wieder einen annähernd normalen Kern. Das Gleiche gilt für die Conjuganten des 2. Tages für den 5. bzw. 6. Tag. Daraus geht hervor, daß die Verhältniszahl zwischen Tieren, die ihren Kernapparat erneuert haben oder erneuern, an den späteren Tagen höher ist als aus den angegebenen Verhältniszahlen hervorgeht, denn z. B. die Conjuganten des 1. Tages konnten am 4. Tage bei der angewendeten schwachen Vergrößerung als solche nicht mehr erkannt werden, da hier der neue Macronucleus bereits ziemlich normal war und die Reste des alten Kernes von den zahllosen dichtgefüllten Nahrungsvakuolen mit Sicherheit nicht zu unterscheiden waren. Die zum Ausgleich dieser Ungenauigkeit notwendig werdende Berechnung sei für Kultur Vγ 17 dargestellt: Am 2. V. 1922 conjugierten 7,75 Proz. Die Conjuganten des gleichen Tages sind noch in den Zahlen des 3. V. bzw. 4. V. enthalten. Dagegen sind in den 8,11 Proz. des 5. V. keine Conjuganten des 2. V. mehr enthalten, sondern nur solche, die am 3. V., vielleicht auch noch in den frühen Stunden des 4. V. conjugierten. Daß später keine Conjugationen mehr auftraten, geht aus dem Fehlen jedes deutlichen Exconjuganten am 6. V. hervor. Um die Gesamtzahl der Conjuganten zu erhalten, muß man also nur die 7,75 Proz. des 1. Conjugationstages zu den letzten 8,11 Proz.

addieren. Auf diese Weise erhält man für die Kulturen Vγ 17 und Vγ 18 je etwa 16 Proz. Conjuganten, für die Kultur Vγ 19, unter Berücksichtigung, daß die Conjugationen einen Tag länger stattfanden, einen Wert von etwa 20 Proz. Selbstverständlich stellen diese Zahlen nur Näherungswerte dar.

Tabelle III.

Kultur Vγ 17.

Tiere mit normalem Kernapparat	in Proz.	Tiere mit in Erneuerung begriffenem Kernapparat	in Proz.	Datum
185	100	0	0	1. V. 1922
345	92,25	29	7,75	2. "
194	85,46	33	14,54	3. "
289	87,31	42	12,69	4. "
238	91,89	21	8,11	5. "
205	100	0	0	6. "

Kultur Vγ 18.

Tiere mit normalem Kernapparat	in Proz.	Tiere mit in Erneuerung begriffenem Kernapparat	in Proz.	Datum
341	92,16	29	7,84	9. V. 1922
466	89,97	52	10,03	10. "
166	84,96	30	15,31	11. "
178	91,75	16	8,25	12. "
214	100	0	0	13. "

Kultur Vγ 19.

Tiere mit normalem Kernapparat	in Proz.	Tiere mit in Erneuerung begriffenem Kernapparat	in Proz.	Datum
279	86,37	44	13,63	15. V. 1922
305	82,88	63	17,12	16. "
284	83,04	58	16,96	17. "
306	89,21	37	10,79	18. "
315	96,92	10	3,08	19. "
256	100	0	0	20. "

Es fragt sich nun, welche Tiere eine Conjugation durchmachen. Aus den Cysten vermögen, wie im morphologischen Teil gezeigt wurde, zu schlüpfen: 1. Tiere, deren Kerne diffus verteilte Nucleolarsubstanz aufweisen, 2. Tiere mit Nucleolenkernen, 3. Tiere mit einer Chromatinzusammenballung bis etwa zu einem Stadium, wie es in

Taf. 6 Fig. 11 dargestellt ist. Bei Betrachtung der Nichtconjugierenden fällt es auf, daß sich unter ihnen spätestens vom 2. Tage nach dem Ausschlüpfen an gerechnet keine der unter 3. genannten Tiere mehr befinden. Es ist also anzunehmen, daß es zunächst die unter 3. genannten Tiere sind, die conjugieren. Zweifellos conjugieren aber auch Tiere mit dem Nucleolenkern, denn der Prozentsatz der unter 3. genannten Tiere ist lange nicht so groß wie der der Conjuganten, wenigstens nicht, wenn die Cysten wie hier $1^1/_2$ Monate alt sind.

Über die Bedeutung des geschilderten Vorganges ist zu sagen: Die Conjugationen unmittelbar nach dem Ausschlüpfen vertreten zweifellos die Parthenogenese innerhalb der Cysten, wie sie bei Regenerationscysten auftritt. Letztere stellt den Reorganisationsprozeß vor, den R. Hertwig (1903) an dieser Stelle schon längst gefordert hat, indem er sagt: „Es gibt weitere Einrichtungen, welche den Zweck haben, das Eintreten von Depressionszuständen hintanzuhalten. Solche Einrichtungen sind in der Encystierung gegeben, während derer sicherlich eine Reorganisation der Zelle sich vollzieht, ferner in der mit der Encystierung häufig verbundenen Befruchtung.“ Die von mir aufgefundenen Conjugationen stellen nun nichts anderes vor als eine Herausverlegung des Reorganisationsprozesses aus der Cyste. Bei näherer Betrachtung der Encystierungsbiologie von *Vorticella* läßt sich begreifen, warum die nachträgliche Reorganisation des Kernapparates dem Tiere nichts schadet, sondern vielmehr eher von Vorteil ist. Wie im Abschnitte „Bedingungen des Ausschlüpfens“ besprochen wurde, schlüpft *Vorticella microstoma* leicht aus ihren Cysten, unter den verschiedenartigsten Einflüssen. In der freien Natur werden also sicherlich die meisten Cysten von Zeit zu Zeit in Bedingungen kommen, die ein Ausschlüpfen ermöglichen und damit eine Erneuerung des Kernapparates. Durch diese wird der Tod infolge Senilität des Kernes einesteils vermieden werden können und zweitens bedeutet Conjugation der Parthenogenese gegenüber den Vorteil der Amphimixis. Bei meinen Versuchen mit den $1^1/_2$ Monaten alten Cysten zeigte es sich, daß nur $^1/_5$ einen erneuerungsbedürftigen Kernapparat besaß, was mit dem langsamen Ablauf der Lebensvorgänge in der Cyste zusammenhängt. Ich möchte vermuten, daß Reorganisationscysten nur bei Tieren zu finden sein werden, die schwerer zum Ausschlüpfen zu bewegen sind als *Vorticella*, die demgemäß öfters in die Lage kommen, auf längere Zeit in ihren Cysten eingesperrt zu bleiben. Bei *Didinium* liegt ein Spezialfall vor, es ist ziemlich einseitig an *Paramaecium* als Nahrung angepaßt. Bei der riesigen Gefräßigkeit der Didinien aber wird es nur kurze Zeit

dauern, bis die Nahrungsquelle völlig erschöpft ist und die Tiere sich encystieren müssen. Bis aber neue Nahrung in genügender Menge auftritt, kann wohl längere Zeit vergehen, die sie eingeschlossen in den Cysten verbringen müssen.

d) Zusammenfassung der Resultate über die Vorticellenencystierung und theoretische Bemerkungen.

Wie wir sahen, gehen im Laufe der Encystierung alle Plasmadifferenzierungen, die eine freie Vorticelle zu einem der kompliziertesten und höchst organisierten Infusor machen, verloren. Es gehen verloren Pellicula und Stiel, es gehen verloren adorale Spirale, Vestibulum und Pharynx, es gehen verloren kontraktile Vakuole und Muskelelemente, endlich gehen noch verloren die Unterschiede zwischen Cortikal- und Entoplasma. Wir sahen also einen vollkommenen Entdifferenzierungsprozeß vor sich gehen, der das hoch komplizierte Infusor in ein einheitliches Protoplasmakügelchen verwandelte. Das Material des Vorticellenkörpers wird, man möchte in Anlehnung an Metazoenverhältnisse sagen embryonal, d. h. in dem unscheinbar gewordenen Protoplasmaklümpchen stecken die Potenzen unter geeigneten Bedingungen wieder den hoch differenzierten Infusorienkörper aufzubauen, ebenso wie in der Eizelle die Potenzen stecken unter geeigneten Bedingungen den Körper der betreffenden Tierart aufzubauen.

Was die Kernverhältnisse anbetrifft, so sahen wir, daß der Macronucleus der Vorticellencyste einen Senilitätsprozeß durchmacht, der auch im freien Zustande vorkommt, hier aber nicht so weit geht, da dann durch eine Conjugation wieder ein frischer aufgebaut wird. Dieser Prozeß in der Cyste ist auf langsames Weitergehen der wichtigsten Lebensfunktionen in der Cyste zurückzuführen. Auf die ganz wesentlich herabgesetzte Intensität derselben ist die Tatsache zu beziehen, daß auch nach langer Cystenruhe noch viele, verhältnismäßig normale Kerne zu finden sind. Das Endstadium ist eine Entdifferenzierung, eine Entmischung der Kernsubstanzen, in extremen Fällen senile Degeneration.

Bei einem Teil der Cysten hat der Entmischungsprozeß zwar noch nicht zum Tode geführt, das Ausschlüpfen ist noch möglich, der Kernapparat ist aber schon so weit abgenützt, daß ein Neuaufbau notwendig ist. Hier erfolgt gleich nach dem Freiwerden Conjugation. Bei diesen Tieren hat man dann Partialtod durch Vermittlung des Kernapparates und vollkommen frisch herausdifferenzierten Körper vor sich; also ein ganz neues Individuum, das mit dem alten, welches

die Cyste gebildet hat, nur mehr, wenn man so sagen darf, die Bausteine gemein hat.

Beim Ausschlüpfen bemerkten wir zuerst das Auftauchen der sich stark vergrößernden kontraktilen Vakuole, die erst allmählich normale Gestalt annimmt. Die Tiere schlüpfen ziemlich undifferenziert aus, werden im Freien zu vollausgebildeten Schwärmern und setzen sich dann fest. Als zweiter Ausschlüpfungsmodus trat das Freiwerden eines schon normalen Schwärmers auf.

Als äußere Faktoren, welche die Encystierung hervorrufen, kommen in Betracht: Hunger, Sauerstoffmangel und in zweiter Linie Austrocknungsgefahr. Stoffwechselprodukte und chemische Einflüsse überhaupt sind von geringerer Bedeutung.

Als Ausschlüpfungsreiz wirkt die Anwesenheit von Nahrung (Bakterien) und Sauerstoff, sowie das Wegfallen von Hemmungsfaktoren, als welcher die in alten Kulturen auftretende zu starke alkalische Reaktion des Wassers besondere Erwähnung verdient.

II. Hypotriche Infusorien.

a) *Stylonychia mytilus.*

Über die Cysten von *Stylonychia mytilus* ist bis jetzt verhältnismäßig wenig bekannt geworden; die einzigen Mitteilungen stammen meines Wissens von Stein und Balbiani.

Die Stylonychien wurden teils in Uhrschalen, teils in größeren Glasschalen gezüchtet, gefüttert wurden sie mit Monadinen. Cysten wurden durch Hungernlassen der Tiere gewonnen. Besonders bemerkenswert hierbei ist, daß sich längst nicht alle Tiere encystieren, daß vielmehr ein großer Teil — in den verschiedenen Kulturen wechselnd von ca. $^1/_3$—$^2/_3$ der Gesamtzahl — verhungerten ohne Cysten zu bilden. Bei diesen Tieren traten immer nach einiger Zeit die mannigfachen von Maupas beschriebenen Degenerationserscheinungen auf, wie Reduktion der Micronuclei und Zusammenfließen der Macronuclei zu einem großen zentralen Klumpen.

Die äußerste Cystenhülle ist die wellige, ziemlich derbe, eine einheitliche Schicht darstellende Ectocyste. Nach deren Bildung zieht sich der Körper durch Wasserabgabe weiter zusammen, worauf erst die dicke, strukturlose, ziemlich durchsichtige Entocyste gebildet wird, so daß beide Membranen nicht aneinanderlagern, sondern durch einen wassergefüllten Zwischenraum getrennt sind. Dies wird besonders klar, wenn man die entsprechenden Maßzahlen ver-

gleicht: Durchmesser des Plasmakörpers + Entocyste 93—112 μ mit dem Durchmesser der ganzen Cyste (also der Ectocyste) 108—128 μ.

Die kontraktile Vakuole wirkt, ähnlich wie bei *Vorticella*, einige Stunden weiter, ehe sie erlischt. Die Excretkristalle werden in der Mehrzahl vor der Encystierung aus dem Körper ausgeschieden. Ein kleinerer Teil bleibt aber, was auch Prowazek für *Stylonychia pustulata* festgestellt hat, in der Cyste erhalten. Diese Excretkristalle rufen im Verein mit degenerierenden Nahrungsresten die charakteristische bräunliche Färbung der Cysten hervor, die hier nicht wie bei *Vorticella* von der Membran ausgeht. Das Plasma wird kurz vor der Encystierung trübe (vgl. Prowazek für *Oxytricha pelionella*). Bei jungen Cysten ist es durch ziemlich zahlreiche, verhältnismäßig große Einschlüsse ausgezeichnet, welche blaß und homogen gefärbt erscheinen. Da ihre Zahl mit zunehmendem Alter der Cysten geringer wird, ist mit einiger Sicherheit anzunehmen, daß es sich hier um Anhäufung von Reservestoffen handelt, die allmählich abgebaut werden. Der Kernapparat einer typischen *Stylonychia mytilus* besteht aus zwei durch einen feinen Faden verbundenen Macronucleusgliedern, die einen wabigen, schaumigen Bau besitzen. In das oft deutliche Liningerüst sind die Chromatintröpfchen eingelagert. Ein Kernspalt in den Macronucleusgliedern trat nicht regelmäßig auf, immer verschwand er vor der Encystierung, niemals konnte er in einer Cyste nachgewiesen werden. Die Zahl der stark färbbaren, kompakten Micronuclei ist wechselnd; meist finden sich 2 oder 4, doch kommen auch in lebenskräftigen Kulturen Tiere mit 3 oder 5 Nebenkernen vor. In seltenen Fällen liegen die Micronuclei in Höhlungen der Macronuclei, ähnlich wie bei *Paramaecium* (Taf. 7 Fig. 7).

Die Kernverhältnisse einer jungen Cyste sind auf Taf. 7 Fig. 6 abgebildet. Die Macronucleusglieder haben eine Kondensation durchgemacht und eine linsenförmige Gestalt angenommen, es liegen also ähnliche Verhältnisse vor, wie sie Fabre-Domergue (1888) für *Stylonychia pustulata* und *Oxytricha fallax* beschreibt. Späterhin treten Verschmelzungsprozesse auf. Sehr häufig traf ich Bilder wie in Taf. 7 Fig. 4 an, wo die Verschmelzung noch nicht ganz zu Ende geführt ist. Die scheinbare geringe Größe des Hauptkernes ist nur darauf zurückzuführen, daß sich der verschmolzene Hauptteil auf dem nächsten Schnitte befindet. Endglied dieser Reihe ist Taf. 7 Fig. 3, wo eine vollkommene Verschmelzung der Kernglieder eingetreten ist. Der merkwürdige chromatische Ring, der aber nur in diesem Falle gefunden wurde, bezeichnet vielleicht die ursprüng-

liche Grenze der Segmente. Die intime Struktur des Kernes wird bei diesen Vorgängen nicht wesentlich verändert.

Eine Verschmelzung von Micronuclei konnte ich nicht durch Beobachtung feststellen. Ich nehme an, daß sie vorkommen kann, da ich Tiere mit nur einem Nebenkern beobachtete. Doch waren diese Fälle selten. Die Micronuclei bleiben vielmehr meist in ihrer ursprünglichen Zahl erhalten. So befinden sich z. B. in der Cyste Taf. 7 Fig. 6 vier Nebenkerne, auf dem Schnitte getroffen ist allerdings nur einer. In der betreffenden jungen Cyste sind die Nebenkerne völlig unverändert, ihre Größe ist ganz normal. Sie erscheinen im Verhältnis zu den Macronucleis größer als bei freien Tieren, aber nur, weil die Hauptkerne sich infolge Kondensation verkleinert haben. Bei einem Teile der älteren Cysten aber wachsen die Micronuclei tatsächlich stark heran, wobei sie eine weitgehende Auflockerung erfahren (Taf. 7 Fig. 4). Endglied dieser Reihe ist Taf. 7 Fig. 5, in welcher Cyste sich zwei ganz auffallend große und stark vakuolisierte Nebenkerne mit deutlichem Reticulum befinden. Diese großen Nebenkerne sind schön im lebenden Zustande zu beobachten, wenn man den Inhalt einer Cyste durch vorsichtigen Deckglasdruck aus den Hüllen befreit. Sie erscheinen dann als bläuliche, durchscheinende Körper mit nur wenigen stärker lichtbrechenden Granulationen. Merkwürdig ist ihre Färbbarkeit. Während sie Boraxkarmin heftig aufnehmen und mit diesem Farbstoffe sogar eine gute Schnittfärbung möglich ist, lassen sie sich mit Schneider's Essigsäurekarmin nur schlecht darstellen. Sie färben sich damit entweder nur ganz schwach oder erscheinen im rosa gefärbten Plasma nur als Negativbild.

Charakteristisch für die an Haupt- und Nebenkernen vor sich gehenden Veränderungen ist, daß sie vollkommen unabhängig voneinander sind. So zeigt Taf. 7 Fig. 6 unveränderte Macro- und Micronuclei, Taf. 7 Fig. 3 dagegen verschmolzene Macronuclei und, wie aus dem nächsten Schnitte hervorgeht, zwei unveränderte Micronuclei. Im Gegensatz dazu sind auf Taf. 7 Fig. 2 u. 5 die Hauptkerne unverschmolzen, während die Micronuclei weitgehende Veränderungen zeigen. Taf. 7 Fig. 4 wiederum zeigt verschmolzene Macronuclei und veränderte Nebenkerne. Es sind also alle denkbaren Kombinationen verwirklicht.

Was die Vergrößerung der Micronuclei zu bedeuten hat, ist mir nicht klar geworden. Die ausschlüpfenden Stylonychien besitzen in überwiegender Mehrzahl einen ganz normalen Kernapparat, zwei Macronuclei und 2—4 Nebenkerne. Dies erlaubt den Schluß, daß in der Hauptsache nur Cysten mit unveränderten Kernen ausschlüpfen.

Bei mehreren frisch ausgeschlüpften Tieren wurde indes eine größere Zahl Micronuclei gefunden, in einem Falle acht. Vielleicht sind diese aus Teilung einiger großer Nebenkerne hervorgegangen. Doch konnte ich in keinem Falle Teilungsfiguren wahrnehmen. Im allgemeinen fand ich, daß die Stylonychiencysten mit abgeänderten Nebenkernen nicht ausschlüpfen, auch nicht, wenn sie in frisches Kulturwasser mit reichlich Nahrung kommen. Auch machen sie bei längerem Verbleiben darin keine weiteren Änderungen durch, so daß meine ursprüngliche Vermutung, es möchte hier der erste Beginn eines Reorganisationsprozesses des Kernapparates vorliegen, nicht begründet erscheint. Vielleicht handelt es sich auch hier um pathologische Erscheinungen, die meinen Erfahrungen an *Vorticella microstoma* nach bei der Cystenbildung in ziemlich bedeutendem Maße auftreten.

Regenerationscysten bei hypotrichen Infusorien wurden bisher nur von Fermor (1913) bei *Stylonychia pustulata* gefunden. Ich richtete deshalb mein besonderes Augenmerk darauf, ob solche in meinen Kulturen zu finden wären, aber umsonst. In diesem Zusammenhange ist als charakteristisch anzuführen, daß in meinen 5 Monate lang geführten *Stylonychia mytilus*-Kulturen jede Periodizität der Encystierung fehlte; Cysten konnten, wie erwähnt, nur durch Hungerwirkung erhalten werden. In Fermor's Kulturen trat dagegen innerhalb von 3 Monaten zweimal eine Massenencystierung auf, worauf die Reorganisation stattfand.

Über das Ausschlüpfen der *Stylonychia mytilus* ist nur wenig zu bemerken. Auch hier stellt das Wiedererwachen der kontraktilen Vakuole das erste Anzeichen dar. Im Gegensatz zu *Vorticella* vergrößert sie sich nicht übermäßig. Die Entocyste wird hier dafür, wie es Goodey für *Colpoda* beschreibt, vollkommen aufgelöst. An ausgeschlüpften Cysten ist nur mehr die gesprengte Ectocyste zu sehen, während die Entocyste auch nicht mehr in Resten nachzuweisen ist. Hier ist also die Wirkung eines Enzyms klar ersichtlich. Der Ausschlüpfungsvorgang selbst konnte nur an verhältnismäßig wenig Exemplaren direkt verfolgt werden, da der Moment des Ausschlüpfens nicht so leicht vorauszubestimmen und abzupassen ist wie bei *Vorticella*. Immerhin konnte festgestellt werden, daß das Ausschlüpfen auf einem noch ziemlich niedrig organisierten Zustande erfolgt, d. h. die vollkommene Ausbildung der Körperform, insbesonders auch der großen Laufcirren geschah erst im Freien. Die frisch ausgeschlüpften Tiere sind außerordentlich hell und durchsichtig, da die letzten bis dahin noch vorhandenen Reste von Excretkristallen in der Cystenhülle zurückgelassen werden.

b) *Stylonychia pustulata* und *Oxytricha fallax.*

Zum Vergleich der Kernvorgänge wurde eine größere Anzahl Cysten von *Stylonychia pustulata* und *Oxytricha fallax* untersucht, ohne daß aber auch hier Andeutungen eines Reorganisationsprozesses gefunden wurden. Vielmehr fand nur überall die längst bekannte (zuletzt wohl von Prowazek 1895 beschriebene) Verschmelzung der Macro- bzw. Micronuclei statt. Bei *Oxytricha fallax* war besonders charakteristisch, daß die verschmolzenen Macronuclei einen merkwürdig gelappten, in amöboide Fortsätze ausgezogenen Kern bildeten (Taf. 7 Fig. 8), bei dem sich die Hauptmasse des Chromatins im Zentrum befand.

Literaturverzeichnis.

1872 Allman, G.: On some points in the development of Vorticellidae. Quart. Journ. of micr. science (n. s.) Bd. 12.

1922 Alverdes, Fr.: Studien an Infusorien. Über Lokomotion, Flimmerbewegung und Reizbeantwortung. Abh. z. ang. Biol.

1854 Auerbach, L.: Über die Encystierung von Oxytricha pelionella. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 5.

1881, 82 Balbiani: Les protozoaires. Journ. de micr. T. V, VI.

1885 Brauer, A.: Bursaria truncatella unter Berücksichtigung anderer Heterotrichen und der Vorticellen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 19.

1880 Bütschli, O.: Über den Dendrocometes paradoxus nebst einigen Bemerkungen über Spirochona gemmipara und die kontraktile Vakuole der Vorticellinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 28.

1887—89 —: Protozoa. III. Abt.: Infusoria. Bronn's Klassen u. Ordnungen des Tierreiches.

1915 Calkins, G.: Didinium nasutum. I. The life history. Journ. of exper. zool. Vol. 19.

1916 —: Encystement of Didinium nasutum. Science N. S. Vol. 43.

1855 Cienkowsky: Über Cystenbildung bei Infusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 5.

1858, 59, 61: Claparède et Lachmann: Etudes sur les infusoires et les rhizopodes. Mém. inst. Gén. T. V, VI, VII.

1854 Cohn, F.: Über die Encystierung von Amphileptus fasciola. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 5.

1916 Doflein: Lehrbuch der Protozoenkunde. Jena.

1862 Engelmann, Th.: Zur Naturgeschichte der Infusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 11.

1907 Enriquez: La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. Arch. f. Protistenk. Bd. 9.

1893 Entz, G.: Die elastischen und kontraktilen Elemente der Vorticellinen. Math.-naturw. Ber. aus Ungarn Bd. 10.

1873 Everts: Untersuchungen an Vorticella nebulifera. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 23.

1885 Fabre-Domergue: Sur les propriétés dialytiques de la membrane du kyste des infusoires. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. T. 101 b.
1888 —: Recherches anatomiques et physiologiques sur les infusoires ciliés. Ann. d. sc. nat. 7 sér. T. V.
1905 a Fauré-Frémiet: Sur la structure du macronucleus chez les Vorticellidae. Compt. rend. de la Soc. de biol. T. 58.
1905 b —: Sur une variation expérimentale de la Vorticella microstoma. Ibid. T. 59.
1905 c —: Sur l'organisation de la Campanella umbellaria. Ibid. T. 58.
1906 —: Sur une nouvelle Vorticellide: Opisthonecta Henneguyi. Ibid. T. 60.
1913 Fermor: Die Bedeutung der Encystierung bei Stylonychia pustulata. Zool. Jahrb. Bd. 42.
1870, 71 Greeff: Untersuchungen über die Naturgeschichte der Vorticellen. Arch. f. Naturgesch. Bd. 36, 1; Bd. 37, 1.
1896 Greenwood: On structural change in the resting nuclea of Protozoa. I. The macronucleus of Carchesium polypinum. Journ. of phys. Vol. 20.
1913 Goodey, T.: The excystation of Colpoda cucullus from its resting cysts, and the nature and properties of the Cyst membranes. Proc. of the Roy. soc. of Lond. Vol. 86 Ser. B.
1889 Hertwig, R.: Über die Conjugation der Infusorien. Abh. der k. b. Akad. d. Wiss.
1903 —: Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni. Festschrift für Haeckel.
1856 Lachmann: Über die Organisation der Infusorien, besonders der Vorticellen. Arch. f. Anat. u. Physiol.
1888 Maupas, E.: Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés. Arch. de zool. expér. (2. s.) T. 6.
1922 Pénard, E.: Etudes sur les infusoires d'eau douce. Genf.
1907 Popoff: Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk. Suppl. I.
1908 —: Gametenbildung und Conjugation von Carchesium polypinum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 89.
1910 —: Experimentelle Zellstudien. III. Über einige Ursachen der physiologischen Depression der Zelle. Arch. f. Zellforsch. Bd. 4.
1895—99 Prowazek, S. v.: Protozoenstudien I. Arb. a. d. zool. Inst. Wien Bd. 11.
1903 —: Flagellatenstudien. Anhang: Fibrilläre Strukturen der Vorticellinen. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.
1904 —: Der Encystierungsvorgang von Dileptus. Ibid. Bd. 3.
1888 Rhumbler, L.: Die verschiedenen Cystenbildungen und die Entwicklungsgeschichte der holotriehen Infusoriengattung Colpoda. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46.
1893 Römer, F.: Vorticella vaga, eine neue ungestielte Vorticelle aus der Umgebung von Jena. Biol. Centralbl. Bd. 13.
1906 a Schröder, O.: Beiträge zur Kenntnis von Campanella umbellaria L. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 7.
1906 b —: Beiträge zur Kenntnis von Epistylis plicatilis (Ehrbg.). Ibid.
1906 c —: Beiträge zur Kenntnis von Vorticella monilata (Tatem.). Ibid.
1849 Stein, F.: Untersuchungen über die Entwicklung der Infusorien. Arch. f. Naturgesch. 15. Jahrg. Bd. I.
1854 —: Die Infusionstiere auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht. Leipzig.

1859, 67 Stein, F.: Der Organismus der Infusionstiere I, II.
1856 D'Udekem: Recherches sur le développement des Infusoires. Mém. de l'Acad. roy. de Belg.
1864 —: Description des infusoires de la Belgique. I. sér. Les Vorticelliens. Ibid. T. 34.
1905 Woodruff, L.: An experimental study on the life history of hypotrichous infusoria. The journ. of exper. zool. Vol. II.

Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren wurden mit Hilfe des Abbé'schen Zeichenapparates entworfen.

Tafel 5.

Sämtliche Figuren nach Leitz hom. Imm. $^1/_{12}$ a Periplanatok. 10.
Fig. 1 mit 11 nach dem Leben. Fig. 12 mit 18 nach Eisenhämatoxylinpräparaten. Fig. 12, 13, 16, 18 nach 7,5 μ dicken Schnitten. Fig. 14, 15, 17 nach 5 μ dicken Schnitten. *Vorticella microstoma.*

Fig. 1. Freie *Vorticella microstoma.*
Fig. 2. Abscheidung der Ectocyste.
Fig. 3. Junge Cyste. Schrumpfen der Ectocyste. Riesenvakuole in Diastole.
Fig. 4. Ausgebildete Cyste. Oben Vakuolenloch, unten Stielloch.
Fig. 5. Wiedererwachen der Vakuolentätigkeit nach Verbringung in frisches Wasser. Hülle im optischen Schnitt.
Fig. 6. Ausschlüpfen. Innere Entocyste gesprengt. Vorwölbung der äußeren Entocyste. Riesenvakuole. Hülle im optischen Schnitt.
Fig. 7. Ausfließen des Plasmas. Riesenvakuole. Hülle im optischen Schnitt.
Fig. 8. Frischausgeschlüpftes Tier vor Bildung des hinteren Wimperkranzes.
Fig. 9. Dasselbe Tier nach Bildung des hinteren Wimperkranzes.
Fig. 10. Ausgebildeter Schwärmer.
Fig. 11. In der Cyste rotierende Schwärmer. Fetzen der inneren Entocyste. Hülle im optischen Schnitt.
Fig. 12. Junge Cyste. Nukleolenkern.
Fig. 13. Junge Cyste. Kern mit diffus verteilter Nucleolar- und Chromatinsubstanz.
Fig. 14. Vakuolenloch, Sphinkter, Muskeln der adoralen Spirale.
Fig. 15. Auflösung der Längsmuskeln. Muskeln der adoralen Spirale.
Fig. 16. Ältere Cyste. Großer Kern im Verhältnis zum Plasma. Nucleolen.
Fig. 17. Muskeln der adoralen Spirale und des Schlundes.
Fig. 18. Ganz entmischter Kern. Sphinkter von der Seite.

Tafel 6.

Vorticella microstoma. Sämtliche Figuren bei Leitz hom. Imm. $^1/_{12}$ a, Periplanatok. 10.
Fig. 1 mit 3, 7 mit 10 nach Totalpräparaten. Fig. 4 mit 6, 11 mit 12 nach 7,5 μ dicken Schnitten. Sämtliche Figuren nach Boraxkarminpräparaten.

Fig. 1. Freies Tier. Normaler Kern.
Fig. 2. Freies Tier. Nucleolenkern.

Fig. 3. Junge Cyste. Nucleolenkern.
Fig. 4. Entmischungsprozeß weiter vorgeschritten.
Fig. 5. Chromatinschollen an der Kernperipherie.
Fig. 6. Riesenchromatintropfen im Kern.
Fig. 7. Ausfließendes Chromatin.
Fig. 8. Ausgetretene Chromatintropfen mit eingeschlossenen Nucleolen.
Fig. 9. Eigenartig abgeänderter Kernapparat.
Fig. 10. Kondensierung des Kernes.
Fig. 11. Kleinere Chromatinschollen. Teilungsspindel des Micronucleus (?).
Fig. 12. Verdoppelter Micronucleus.

Tafel 7.

Figuren auf $^2/_3$ verkleinert. Boraxkarminpräparate Fig. 2 mit 8. Fig. 3 mit 6 nach 5 μ dicken Schnitten. Fig. 7, 8 nach Totalpräparaten. Fig. 1 nach dem Leben. Fig. 2 angeschnittene Cyste. Fig. 1 mit 7 Leitz hom. Imm. $^1/_{12}$ a, Peripl. Oc. 8. Fig. 8 Leitz hom. Imm. $^1/_{12}$ a, Peripl. Oc. 10.

Fig. 1. *Stylonychia mytilus*-Cyste.

Fig. 2. *Stylonychia mytilus.* Unverschmolzene Macro-, vergrößerte Micronuclei.

Fig. 3. *Stylonychia mytilus.* Verschmolzene Macronuclei, Chromatinring.

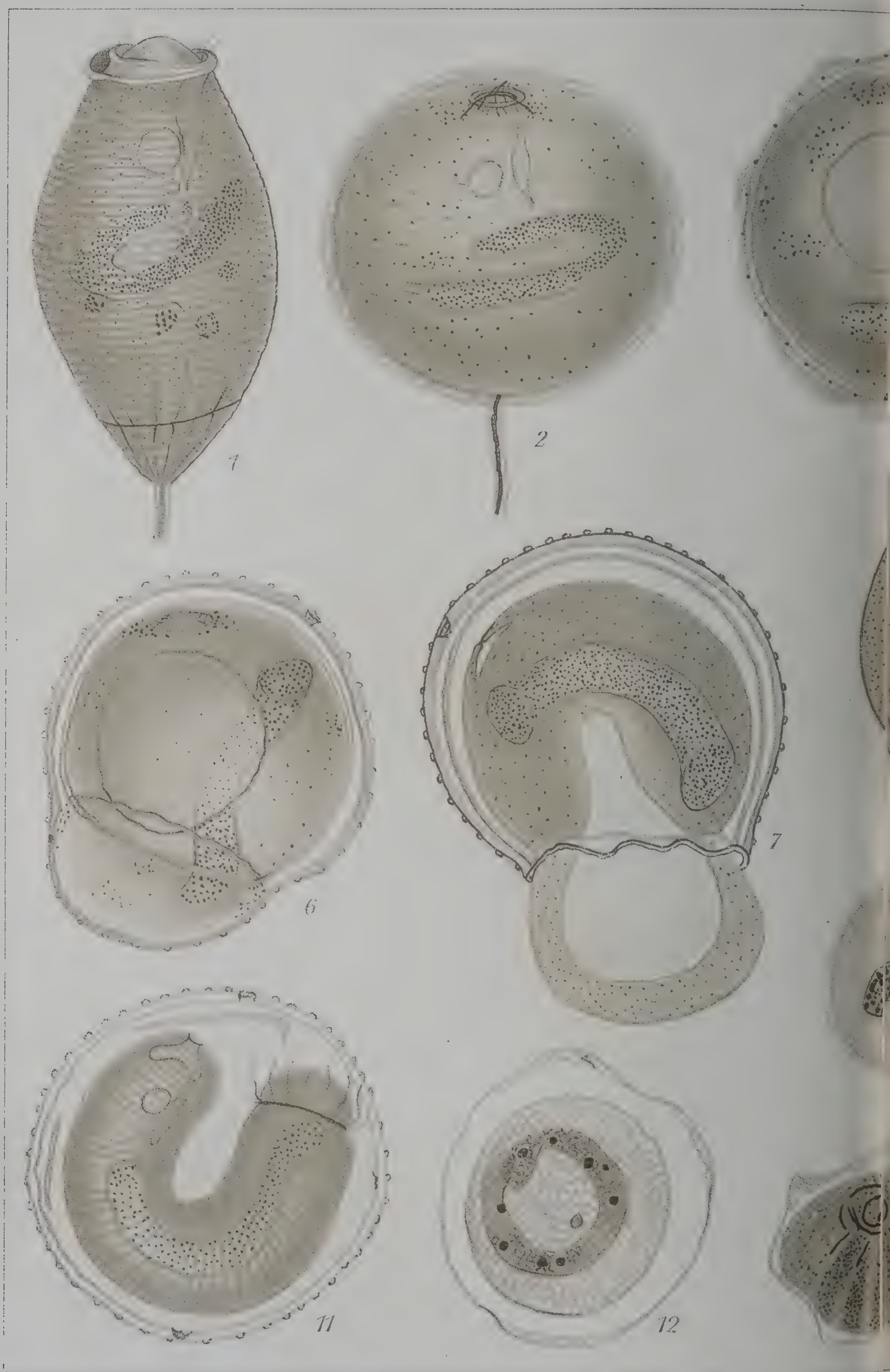
Fig. 4. *Stylonychia mytilus.* Verschmolzene Macronuclei. Vergrößerte Micronuclei.

Fig. 5. *Stylonychia mytilus.* Unverschmolzene Macronuclei. Vakuolisierte Micronuclei.

Fig. 6. *Stylonychia mytilus.* Normale Macro- und Micronuclei.

Fig. 7. Kernapparat einer freien *Stylonychia mytilus.*

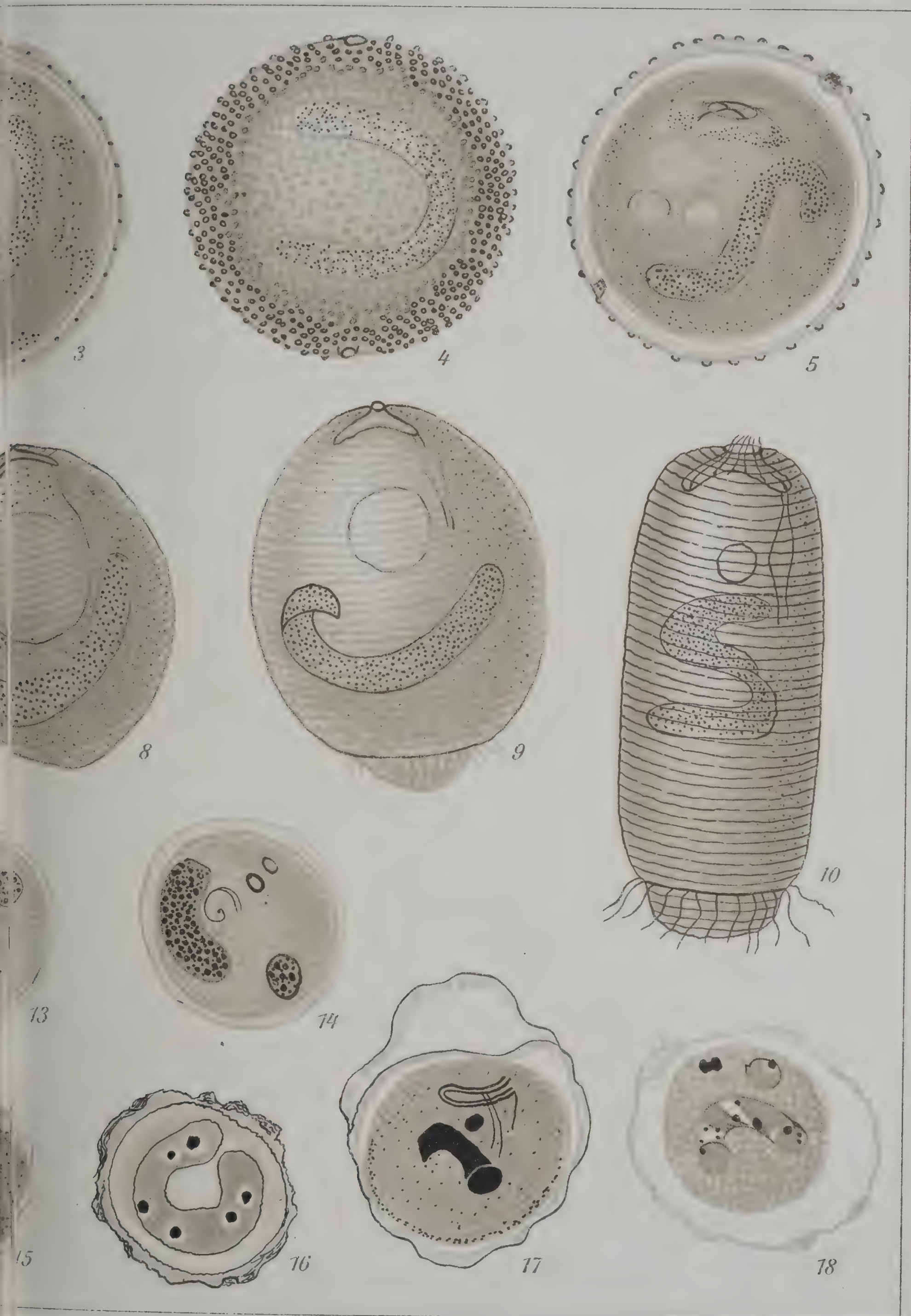
Fig. 8. *Oxytricha fallax.* In Lappen ausgezogener Macronucleus. Verschmolzene Micronuclei.



v. Brand.

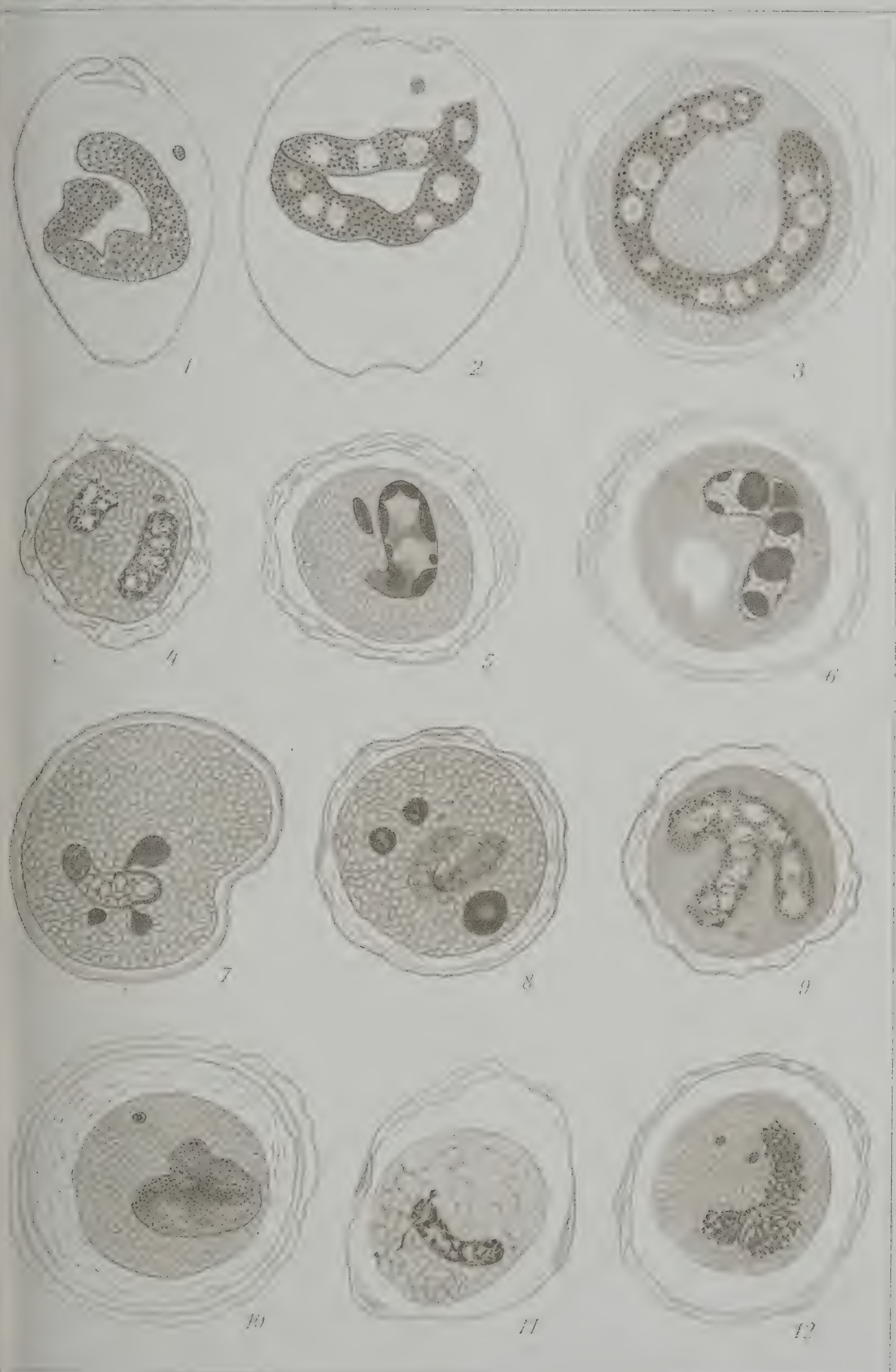
Verlag v. G

Taf. 5.



cher in Jena.

Lith:Anst.v.K.Wesser, Jena.



Verlag von Gustav Fischer in Jena
Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.



Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

Aus dem Pathologischen Institute der Tierärztlichen Hochschule zu Berlin.

Zur Kenntnis eines Nierencoccids.

Der Entwicklungskreis des Coccids der Wasserfroschniere.
[*Isospora lieberkühni* (Labbé 1894)].

Von
Prof. Dr. **Wilhelm Nöller.**

Hierzu 7 Textfiguren.

Das Coccid der Wasserfroschniere erweckt ein doppeltes Interesse. Es ist eine in Norddeutschland weit verbreitete Form, die man sich leicht beschaffen kann, und die wegen ihrer Größe und ihrer vorzüglichen Eignung zur Demonstration des Ausschlüpfens der Sporozoiten aus der Sporocyste in jedem Protozoenkursus im Sommer bei allen Zuschauern Freude erregt. Die *Isospora lieberkühni* ist aber in zweiter Linie wichtig als diejenige Art aus den Nieren eines Wirbeltieres, bei der man zuerst versucht hat, das Geheimnis des Weges zur Niere zu lüften, während bei dem Gänse- und Entennierencoccid (*Eimeria truncata*) und bei den Nierencoccidien der Maus und des Meerschweinchens (*Klossiella muris* und *Kl. caviae*) noch gar keine oder erst unzulängliche Feststellungen oder Vermutungen über den Weg zur Niere gegeben worden sind. Lediglich bei dem Mäusenierencoccid ließ Stevensons Angabe (1916), daß in Blutgefäßkapillaren der Niere die Schizogonie stattfindet, während die Sporogonie in den Tubulis abläuft, eine Benutzung der Blutbahn bei der ungeschlechtlichen Vermehrung als gesichert erscheinen.

Bei der Bearbeitung der Blutprotozoen des Wasserfrosches habe ich seit nunmehr 12 Jahren mein Augenmerk auf die *Isospora lieberkühni* gerichtet. Aber während es Stück für Stück gelang, die Entwicklung des Froschtrypanosomas und des Endothel- und Blutcoccids *Lankesterella minima* aufzuklären, versagten bei *Isospora* bisher alle Mühen.

LAVERAN und MESNIL hatten ja 1902 angegeben, die *Isospora lieberkühni* vermehre sich nach Verfütterung reifer Sporen an Wasserfrösche innerhalb von 1—2 Tagen in der Blutbahn, mache dann in den Glomerulis ihre Befruchtung durch und gerate befruchtet in die Nierenkanälchen hinaus. Bei diesen Versuchen sind die beiden Forscher einer Täuschung zum Opfer gefallen, indem sie das in den Nierenkapillaren zur Befruchtung schreitende Endothel- und Blutcoccid *Lankesterella minima* in den Entwicklungskreis von *Isospora* hineingezogen haben. Ihre kurze Zeitangabe für den Infektionsverlauf war für mich bei meinen ersten Nachprüfungsversuchen die Ursache auch meiner Mißerfolge (NÖLLER 1913).

Bei allen Gelegenheiten versuchte ich, den Weg bei der *Isospora*-Entwicklung aufzudecken. Aus der Kette der Mißerfolge greife ich nur meine vielfachen Versuche heraus, die ich in den Jahren 1911, 1912 und 1914 anstellte, um bei Verfütterung von *Isospora*-Sporen an Wasserfrösche frische Niereninfektionen zu bekommen. Alle diese Versuche, die nicht lange genug durchgeführt wurden, schlugen fehl. Den ersten Erfolg, der den Weg zur Lösung des Rätsels eröffnete, hatte ich 1919 und 1920 zu buchen. Die Tatsache, daß einsömmerige Frösche schon häufig mit *Isospora* infiziert sind, hatte mich zu der Ansicht gebracht, daß die Sporenaufnahme schon im Kaulquappenalter stattfinden müsse. Deshalb wurden Fütterungsversuche an Kaulquappen vorgenommen. Sie hatten als Ergebnis nach vielen Einzelversuchen den Nachweis der *Isospora*-Sporozoiten in der Milz der gefütterten Kaulquappen 16 Tage nach der Fütterung (unveröff.), ohne daß jedoch in dieser Zeit die Niere eine Spur von *Isospora* zeigte. Als Folgerung aus diesen Versuchen ergab sich für mich die Notwendigkeit, die Versuche noch länger auszudehnen. Als aber auch Fütterungsversuche von 2—3 Monaten Dauer bei Kaulquappen und jungen Wasserfröschen erfolglos blieben, und als endlich in großem Maße durchgeführte Nierenuntersuchungen bei Augustkaulquappen von Stellen starker *Isospora*-Infektion (Friedrichshagen bei Berlin) ein gänzliches Freisein der Nieren von *Isospora* ergeben hatten, begann ich eine Dauer der Infektion von Sommer zu Frühjahr zu vermuten und wartete auf die Gelegenheit,

diese Vermutung an günstigen Stellen mit hoher *Isospora*-Infektionsziffer bei den Wasserfröschen zu prüfen. Die Übersiedelung von Hamburg nach Berlin hatte zwar den günstigen Ort, aber in den Jahren 1921 und 1922 nicht genügend Zeit zu solchen Untersuchungen gebracht. Endlich im Frühjahre 1923 bot sich genügend Zeit und Gelegenheit zu systematischen Untersuchungen junger einsömmeriger Wasserfrösche, die von Ende April ab von Woche zu Woche gesammelt und untersucht wurden.

Die Richtigkeit meiner Gedankengänge stellte sich schnell heraus, denn die einsömmerigen (= vorjährigen) Wasserfrösche erwiesen sich schon bei der ersten Untersuchung zu 60—80 Proz. mit allen Stufen der Schizogonie befallen, und die weiteren Untersuchungen haben von den Anfängen der Schizogonie in den Glomerulis bis zu der fertigen Sporogonie in den Tubulis Schritt für Schritt alle Entwicklungsstufen vor Augen geführt und so die Entwicklung eines Nierencoccids in einer Vollständigkeit gezeigt, wie sie bis jetzt noch nicht erreicht worden ist.

Die zeitliche Aufeinanderfolge der einzelnen Entwicklungsabschnitte stellte sich für 1923, ein Jahr, das durch kühles und regnerisches Wetter im Mai und Juni ausgezeichnet war, wie folgt [1]):

Entwicklungsstufen in den Glomerulis finden sich bis Mitte Mai, aber dann nur noch sehr selten. In der Zeit von Ende April bis Mitte Mai 1923 fanden sich in diesem ziemlich kühlen Frühjahre vorwiegend Stufen der Schizogonie bereits alle in den Tubulusepithelien. Etwas vor Mitte Mai fingen diese Gebilde an, sich zu vergrößern, in die Länge zu wachsen, grobgranuliertes Protoplasma und einen endständigen, schon im Leben gut sichtbaren Kern aufzuweisen. Während dieser Wachstumszeit nahmen fast alle Tiere eine ganz charakteristische Bohnenform an. Sie sind jetzt als heranwachsende Gameten zu bezeichnen. Mitte Mai bis Anfang Juni fanden sich in den Tubulusepithelien die reifen großen Macrogameten, bei denen die Nierenform schon verloren oder undeutlich geworden ist, und die Befruchtungen. Ende Mai bis Mitte Juni bildete die Zeit der Sporogonie.

Die cytologischen Einzelheiten sollen in einer späteren Arbeit ausführlich behandelt werden. Jetzt soll nur an der Hand einiger Übersichtsfiguren ein Begriff vom Aussehen der einzelnen Stufen der Entwicklung gegeben werden.

Figur 1 zeigt die Haufen von *Isospora*-Merozoiten in den Nieren eines einsömmerigen Wasserfrosches, der am 8. Mai 1923 zur Zer-

[1]) In Jahren mit heißem Wetter dürften die Vorgänge wohl schneller ablaufen.

legung gelangte. Die Merozoiten sind gerade beim Ausschlüpfen in den Raum um die Glomerulusschlingen.

Figur 2 (aus der Niere eines einsömmerigen Wasserfrosches, der am 8. Mai 1923 zerlegt wurde) zeigt Epithelien der Tubuli mit fertig aufgeteilten Schizonten befallen. Die Merozoiten sind klein.

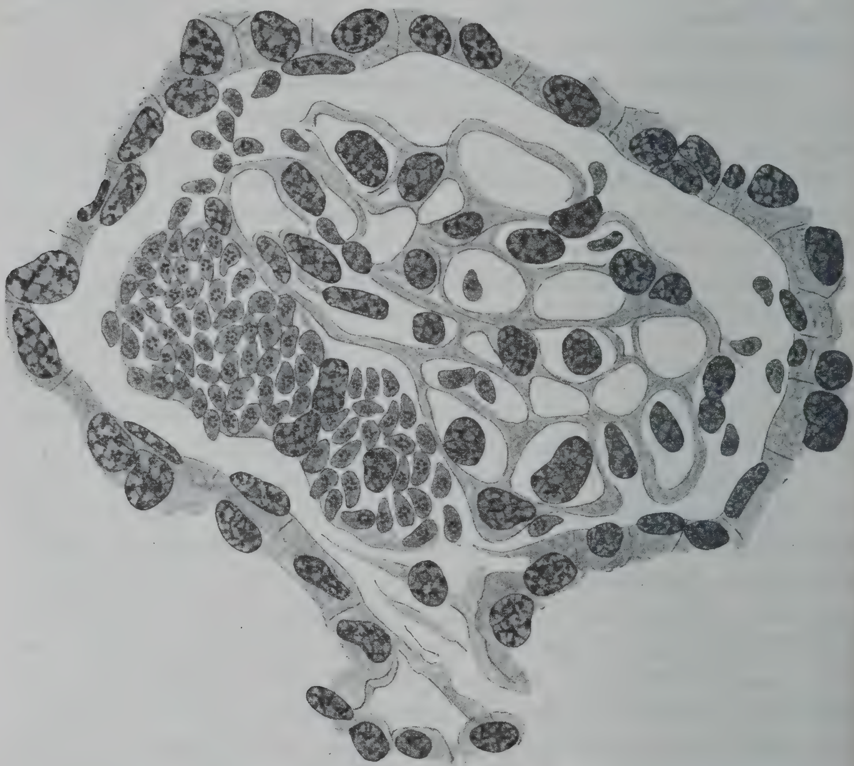


Fig. 1. Einsömmeriger Wasserfrosch, Gruppe 1, Nr. 16. Vergr. 950 fach.

Figur 3 (einsömmeriger Wasserfrosch, zerlegt am 14. Mai 1923) zeigt die heranwachsenden Macrogameten in charakteristischer Massenanordnung in den Tubulusepithelien.

Figur 4 (einsömmeriger Wasserfrosch vom 14. Mai 1923) zeigt einen gestreckten und einen nierenförmig gekrümmten Macrogameten sowie einen Microgametocyten in frühem Entwicklungsgrade.

Figur 5 (einsömmeriger Wasserfrosch vom 17. Mai 1923) zeigt die reifen Macrogametocyten im Epithel der Nierenkanälchen und heranreifende Microgametocyten.

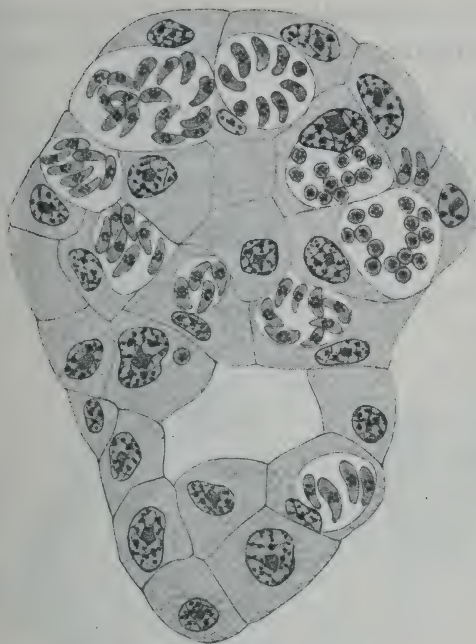


Fig. 2.

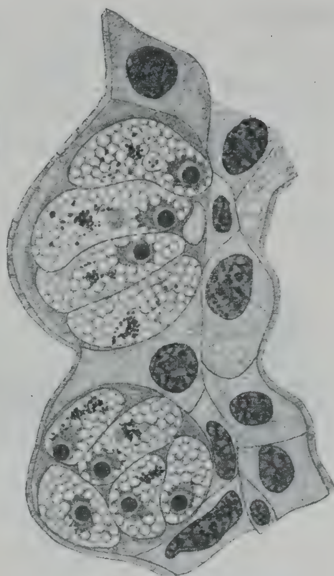


Fig. 3.

Fig. 2. Einsömmeriger Wasserfrosch, Gruppe 1, Nr. 14. Vergr. 950 fach.
Fig. 3. Einsömmeriger Wasserfrosch, Gruppe 1, Nr. 20. Vergr. 950 fach.
Fig. 4. Einsömmeriger Wasserfrosch, Gruppe 1, Nr. 20. Vergr. 950 fach.
Fig. 5. Einsömmeriger Wasserfrosch, Gruppe 1, Nr. 33. Vergr. 950 fach.

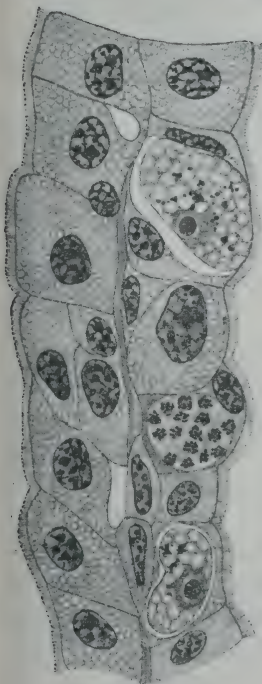


Fig. 4.

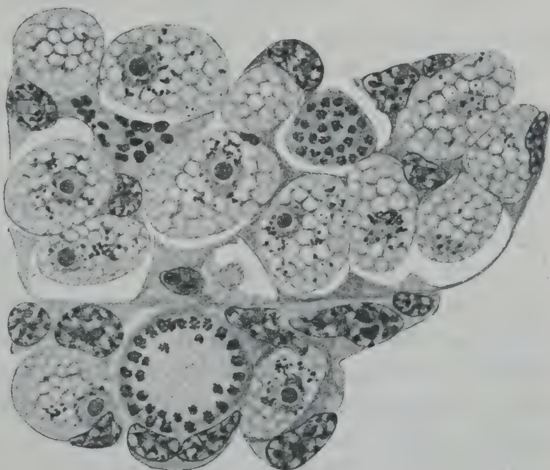


Fig. 5.

Figur 6 (einsömmeriger Wasserfrosch vom 17. Mai 1923) zeigt unreife und reife Microgametocyten, reife Microgameten und Macrogameten.

Über die Wirkungen der Isospora auf die Wasserfroschniere nur kurze Angaben: Bei Befall der Glomeruli finden sich von völliger Verödung und Degeneration der Schlingen sowie starker cystöser Erweiterung des Kapselraumes bis zu unversehrten Glomerulis (bei schwächerem Befall) alle Übergänge.

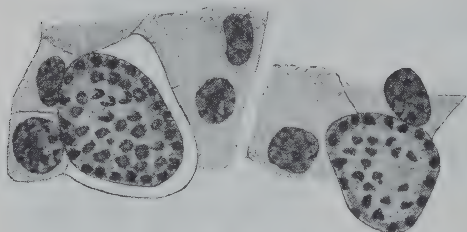


Fig. 6a.



Fig. 6c.



Fig. 6b.

Fig. 6a—c. Einsömmeriger Wasserfroch, Gruppe 1, Nr. 32.
6a: Microgametocyten. Vergr. 950fach. 6b: Microgametocyt, reif. Vergr. 2500fach.
6c: Einzelner reifer Microgamet. Vergr. 2500fach.

Bei den Tubulusepithelien setzt zur Zeit des Heranwachsens der Macrogameten eine ganz auffällige Proliferation der befallenen Epithelien ein, so daß das Vorkommen mehrerer Mitosen in einem Gesichtsfelde nichts Seltenes bildet. Bei manchen Fröschen bildet diese Proliferation und eine niedergradige Desquamation der Tubulusepithelien den einzigen Befund. Bei anderer Fröschen dagegen kommt in diesem Wachstumsabschnitt des Parasiten eine hochgradige leucocytär-tubuläre Nephritis zur Beobachtung, bei der die ganze Lichtung der Kanälchen von Exsudatcylindern erfüllt ist, die sich zur Hauptsache aus eosinophilen Leucocyten nebst einem Anteile von desquamierten Epithelien und ungranulierten Zellen mit rundlichen Kernen zusammensetzen. Die intertubulären Gefäße wimmeln von Eosinophilen. Ein Schnitt durch einen allerdings nur geringgradig gefüllten Tubulus zeigt Figur 7. Diese Exsudatcylinder werden bis zur Zeit der beginnenden Sporogonie beobachtet. In der

Zeit der abgeschlossenen Sporogonie kommen ausgedehnte cystöse Erweiterungen der Tubuli und bindegewebige Abkapselungen reifer Sporocysten zur Beobachtung.

Neben den rein tubulären Veränderungen finden sich bei manchen Fröschen aber auch vorwiegend interstitielle Entzündungen mit kleinzelligem Charakter in strichförmiger und herdförmiger Anordnung in



Fig. 7. Einsömmeriger Wasserfrosch, Gruppe 1, Nr. 20. Vergr. 950fach.

der Zone der Kanälchen. Besonders hervorstehend war diese Form bei älteren Fröschen ausgeprägt, bei denen diese zelligen Infiltrationsherde oft das Auffinden einer herdförmigen Infektion erleichtern.

Wie verhält sich nun die Infektion in den verschiedenen Altersstufen der Frösche? Daß sie vorwiegend einen Befall der einsömmerigen Frühjahrsfrösche darstellt, ist ja aus allen Darlegungen hier ersichtlich. Inwieweit und in welcher Zeitfolge die älteren Frösche

auch erkrankten, das festzustellen, ist die Aufgabe gewesen, deren sich Herr SICKMÜLLER im Rahmen eines Dissertationsthemas unterzogen hat. Aus dem noch nicht ganz aufgearbeiteten großen Materiale läßt sich schon heute mit Sicherheit das Folgende entnehmen: Die einsömmerigen Wasserfrösche an unseren Fundstellen zeigen im Frühjahr die Infektion zu 60—80 Proz. Ältere Wasserfrösche bis zu den größten Prachtexemplaren von *Rana ridibunda* hinauf zeigen sich an den gleichen Fundstellen im Frühjahre in etwa gleichem oder in viel geringerem Prozentsatze infiziert (10—50 Proz.), aber bei ihnen erscheinen neben dem bei den jungen Fröschen überwiegenden Befall der ganzen Niere viele herdförmige Infektionen. Das liegt wohl daran, daß die Kaulquappe als ständiger Wasserbewohner viel mehr Gelegenheit hat, die mit dem Harn der Frösche auf dem Grunde der Gewässer verstreuten *Isospora*-Sporocysten in größerer Menge aufzunehmen, während der erwachsene Wasserfrosch das nur gelegentlich tut, und zwar meist mit seinen Beutetieren, in deren Darme oder auf deren Oberfläche die Sporocysten zufällig vorkommen.

Daß aber auch bei den erwachsenen Wasserfröschen die Infektion vom Sommer zum Frühjahre zu ihrer Entwicklung braucht, dafür muß als Beweis die Tatsache vermerkt werden, daß auch bei den erwachsenen Fröschen nur im Frühjahre ungeschlechtliche *Isospora*-Stufen und junge Gameten vorkommen, während vom Juni ab nur noch Formen der Sporogonie aufzufinden sind.

Anmerkung bei der Korrektur: Die Durchsuchung der übrigen Organe der frisch infizierten Wasserfrösche nach Sporozoiten auf dem Wege zur Niere ist noch im Gange. Inzwischen ist es beim Gänsenierencoccid bei zwei jungen Gänsen gelungen, in den Tubulusepithelien alle Stufen der Schizogonie aufzufinden. Die Schizonten zeichnen sich durch ihre Kleinheit, die große Zahl der Kerne im reifen Zustande und durch die Kleinheit der Merozoiten aus. In den Glomerulis war bei diesen Gänsen die Suche nach Entwicklungsformen von *Eimeria truncata* bisher erfolglos. Hier führt hoffentlich die Untersuchung noch jüngerer Gänse zum Ziele.

Literaturverzeichnis.

LAVERAN A. et MESNIL F. (1902): Sur la coccidie trouvée dans le rein de la Rana esculenta et sur l'infection générale qu'elle produit. Compt. rend. acad. sci. Bd. 135 S. 82—87.

NÖLLER, W. (1913): Die Blutprotozoen des Wasserfrosches und ihre Übertragung. I. Teil. Arch. f. Protistenk. Bd. 31 S. 169—240.

NÖLLER, W. (1920): Kleine Beobachtungen an parasitischen Protozoen. (Zugleich vorläufige Mitteilung über die Befruchtung und Sporogonie von Lankesterella minima CHAUSSAT). Arch. f. Protistenk. Bd. 41 Heft 2 S. 169—189 bes. S. 177.

Kleinere Mitteilungen.

Neue oder wenig bekannte Protisten. IX.
Neue oder wenig bekannte Flagellaten. VIII.

1.
Neue von G. J. Playfair beschriebene Süßwasserperidineen aus Ausstralien,
mit kritischen Bemerkungen über ihre systematische Stellung.

Besprochen von
E. Lindemann, Berlin-Tempelhof.

(Hierzu 24 Textfignren.)

G. J. Playfair veröffentlichte in seinen „Peridineae of New South Wales“ (Proceedings of the Linnean Society of New South Wales 1919 Vol. xliv, Part 4 1919) einen interessanten und reichhaltigen Beitrag zur Kenntnis unserer Süßwasserperidineen. Die Ergebnisse seiner Untersuchungen sind wesentlich beeinflußt durch die Tatsache, daß er sich, wie er selber angibt, fast ausschließlich auf A. J. Schilling's „Dinoflagellaten“ 1913 (in Dr. A. Pascher's „Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz“ H. 3) stützt. Es soll deswegen hier der Versuch gemacht werden, seine Ergebnisse im Lichte der neuesten Literatur zu betrachten.

Es hat sich ergeben, daß die Peridineen sehr stark variieren. Aus eigener Anschauung kann ich bestätigen, daß es, besonders bei der Untersuchung kleinerer Landseen, die oft vollständig mit Peridineen angefüllt sind, leicht ist, eine Reihe neuer Formen festzustellen. Um solche richtig in ihrem Werte für die Systematik beurteilen zu können, ist es nötig, stets eine große Anzahl der ein-

zelnen Formen zu untersuchen, um einesteils Mißbildungen von konstanten Formen unterscheiden und andererseits, um den Wert einzelner Abänderungen für die Systematik feststellen zu können („Variationsbreite"). Ich habe früher die möglichen Variationsformen in 2 Gruppen eingeteilt: a) Veränderungen der äußeren Form, b) Veränderungen der Täfelung (Archiv f. Naturgesch. 84. Jahrg. 1918 Abt. A H. 8. S. 121 u. 173). Von den an jener Stelle gegebenen eingehenden Richtlinien die Nomenklatur betreffend, will ich an dieser Stelle absehen und bei Besprechung der Playfair'schen Formen nur das bemerken, was mir unumgänglich notwendig erscheint.

Als Grundlage für meine späteren Ausführungen zur Beurteilung der einzelnen Formen mögen hier einige Grundsätze vorausgeschickt werden, die mich bei der Besprechung der Playfair'schen Arbeit leiten sollen:

1. Gymnodinium und Glenodinium: neuere Untersuchungen haben ergeben, daß die Umrißformen dieser Dinoflagellaten oft sehr schwanken. (Siehe das besonders schöne Beispiel: „Einige Bemerkungen über den Formenkreis von *Gymnodinium mirabile* Penard" von H. Utermöhl. „Schriften für Süßwasser- und Meereskunde" H. I 1923. Verlag Joh. Haack, Nordseebad Büsum.) Ferner ist stets die Struktur der Hülle ausschlaggebend für die systematische Beurteilung solcher Formen u. a. m. Ich kann daher heute einzelnen Umrißabbildungen, besonders wenn dieselben nicht sehr charakteristische Gestalt besitzen, nur geringen Wert beimessen.

2. Art der zeichnerischen Darstellung: einerseits sind Exemplare abgebildet worden, die zu sehr Einzeltypus sind, andererseits sinken die Abbildungen zu bloßen Schemen herab. Beides kann der systematischen Einreihung hinderlich sein. So würde es mir z. B. wichtig erscheinen, die Abbildung Textfig. 17b von Playfair dem typischen näherzubringen. Ich würde es nicht wagen, nach dieser Abbildung ein endgültiges Urteil über die systematische Stellung der Form zu fällen, wenn ich nicht fast gleiche Formen aus Deutschland kennen würde.

3. Gruppenbildung: dieselbe ist bereits von mir, soweit es bisher geschehen konnte, durchgeführt worden. Doch legt hierbei Playfair größeren Wert auf äußere Formveränderungen und auf die Oberflächenstruktur der Hülle (Areolierung) als ich. Hierzu noch:

4. Hüllenstruktur: Bei den gepanzerten Formen ist die Täfelung ganz ohne Zweifel das konstanteste Merkmal einer Art. Es erscheint mir fraglich, ob man, falls dieselbe Form einmal areoliert, einmal mit Leistenbesatz auftritt, auf diesen Befund hin eine

neue Art aufzustellen berechtigt ist, denn einerseits kommt wahrscheinlich jedes Peridinium in einem „Jugendzustand“ vor, wo es gar nicht oder kaum sichtbar areoliert ist (später schreitet diese Areolierung oft an den einzelnen Teilen der Form ganz verschieden schnell fort, so daß wir besonders bei Meeresperidineen weitgehende Areolierungsunterschiede innerhalb derselben Art finden), andererseits werde ich beispielsweise in den „Schriften f. Süßwasser- und Meereskunde“ H. 3 1923 eine Moorform von *P. cinctum* (var. *carinatum*) veröffentlichen, welche manchmal ganz areoliert ist, bei einigen Exemplaren beginnt an der Spitze der Hypovalva die Areolierung sich in einen Leistenbesatz zu verwandeln und endlich kommen solche Exemplare vor, deren ganze Hypovalva mit Leisten besetzt ist. Alle drei Ausbildungen derselben Form von *P. cinctum* finden sich in demselben Fange! (*P. westi* LEMM. würde das Endglied dieser Reihe darstellen.) Da die von mir gefundene Moorform außerdem noch Kämme trägt und auch sonst charakteristisch gestaltet ist, so könnte man sie vielleicht mit einem neuen Artnamen belegen, doch kann ich bei sonst gleicher Formausbildung einer Art dem Leistenbesatz allein kaum die Bedeutung zumessen, die PLAYFAIR ihm gibt.

5. Äußere Form: dieselbe ist, wie bemerkt, innerhalb der Arten recht wechselnd. Ich würde äußere Formunterschiede bei Aufstellung einer Art nur bewerten, wenn sie der ganzen Form ein anderes Gepräge geben und vor allem konstant auftreten (z. B. *P. willei* HUITF.-KAAS und *P. güstrowiense* mihi).

6. Orientierung: PLAYFAIR orientiert die Peridineen von der ventralen Seite aus. Das ist bisher nicht üblich gewesen. Man orientiert im allgemeinen so, daß man von der dorsalen zur ventralen Seite hinsieht; in diesem Sinne werde ich auch hier meine Ausführungen geben, nur die Diagnosen (in lateinischer Sprache) führe ich nach PLAYFAIR wörtlich an.

Ich erwähne im folgenden alle von PLAYFAIR gefundenen Formen, bespreche aber nur die wichtigen ausführlicher.

1. *Hemidinium nasutum* STEIN.
2. *Gymnodinium aeruginosum* STEIN.
3. *Gymnodinium paradoxum* SCHILLING.

Unsichere Form; man nimmt allgemein an, daß dieselbe ein im Absterben begriffenes *G. palustre* SCHILL. ist. In der PLAYFAIR'schen

Abbildung fällt mir einerseits die Lage der Quergeißel auf (?), andererseits die reihenweise wie plattgedrückt liegenden Chromatophoren.

4. *Gymnodinium australe* Playf. (Fig. 1 a.) (Syn. *G. fuscum* var. *cornifax* (Schill.) Playf. in Proceedings of the Linn. Soc. of N. S. W. 1912 Pl. lvii) und:

5. ***G. australe* var. *acutum*** Playf. (Fig. 1 b, c.)

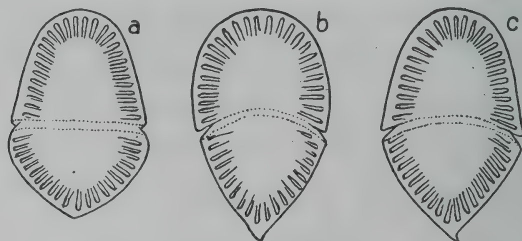


Fig. 1 a. *Gymnodinium australe* Playf. 500× vergr.
Fig. 1 b u. c. *Gymnodinium australe* var. *acutum* Playf. 500× vergr.

Die Orientierung der Form in den Fig. 1. b und c ist mir nicht klar, weil die Querfurche so stark gebogen ist. Es wäre wünschenswert, daß Playfair besonders die Hüllenstruktur der Form genau abbildete. Solange nicht genauere Untersuchungen vorliegen, würde ich die abgebildeten Exemplare zu *G. fuscum* St. stellen.

6. *Glenodinium oculatum* St. (Größe 31—34½ μ).

7. *Glenodinium oculatum* var. *circulatum* Playf.

Diese Varietät wird aus den angeführten Gründen nicht aufrecht zu erhalten sein.

8. ***Glenodinium australicum*** (Playf. Fig. 2.)

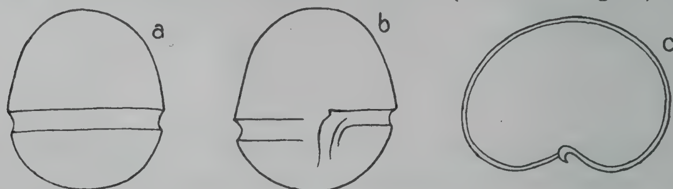


Fig. 2. *Glenodinium australicum* Plaif. 660× vergr.
a) Dorsalansicht. b) Ventralansicht. c) Ansicht der Hypovalva von unten.

Über diese Form ist ohne genauere Feststellung der Hüllenstruktur und ihre Vergleichung mit den schon bekannten Arten nichts Sicheres auszusagen. (Größe 40—45 μ.)

Die erste Reihe der nun folgenden Peridineen gehört den drei Gruppen an, die ich im Arch. f. Naturgesch. 84. Jahrg. Abt. A. Heft 8, 1918 S. 134 dargestellt habe. Typus I:[1]) map reicht mit ihrer ganzen dorsalen Seite bis an die 4 pr; Typus II: map berührt nur mit ihrer dorsalen Ecke die 4 pr: mediane Interkalarstreifen der 3 dap bilden ein Kreuz; Typus III: map reicht nicht bis an die 4 pr: die 2 sap trennen die 1 map von 4 pr, hierdurch entsteht zwischen map und 4 pr ein längsgerichteter Interkalarstreifen. Epivalvatäfelung bei allen drei Gruppen ist ausnahmslos gebaut: 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 map + 2 dap.

Von den hierhergehörigen Formen, welche PLAYFAIR abbildet, sind meines Erachtens günstigstenfalls nur zwei als neu aufrecht zu erhalten: *P. caudatum* var. *guildfordense* und *P. intermedium* mit seiner Varietät *conicum*. Dies scheint auf den ersten Blick bei Vergleichung der von mir im Arch. f. Naturgesch. gegebenen Abbildungen dieser Formen mit denen PLAYFAIR's anders, indessen, PLAYFAIR bildet scheinbar besonders große Exemplare weit stärker vergrößert ab als ich es seinerzeit tat und ich bemühte mich stets, einen charakteristischen Typus mitten aus den möglichen Grenzen der Variationsbreiten zur Wiedergabe auszuwählen, während PLAYFAIR oft gerade abweichende Formen suchte und diese neu benannte. Ich habe daher, wie ich glaube, berechtigte Zweifel daran, daß die von PLAYFAIR angeführten Merkmale stets konstant bei seinen Formen auftreten. Andererseits, wer solche Formen selber gesehen hat und ihre Variationsbreite kennt, wird nicht geneigt sein, viele der von PLAYFAIR angeführten Merkmale, wo sie von den bekannten abweichen, für so wesentlich anzusehen, daß man durch sie neue Arten begründen könnte.

Indessen scheint es mir dennoch angebracht, PLAYFAIR's Abbildungen mit seinen Diagnosen hier wiederzugeben, u. a. deshalb, weil sie auf jeden Fall ein schöner Beitrag zur Variationsfähigkeit auch der kleinsten Peridineen sind.

9. ***Peridinium caudatum*** PLAYF. (Fig. 3.)

Peridinium minutum, ovatum, angulatum, fossa transversa fere circulata divisum; membrana glabra.

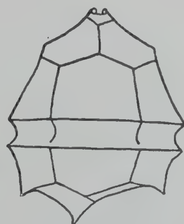


Fig. 3.

Fig. 3. *Peridinium caudatum* PLAYF., forma. 1000× vergr.

[1]) Die Nomenklatur der Täfelung findet sich im Arch. f. Protistenk. Bd. 39 H. 3 1918 S. 217 oben erklärt.

Epivalva subtriangulari-conica, angulata, tabulis concavis, ad apicem fovea instructa apice interdum producto; tabulis aequatoriis 7, apicalibus dorsalibus 3, ventralibus 2. Hypovalva valde angulata, tabulis concavis; pone in spinas 2—3 protracta.

Long. 30, lat. 21—25, epiv. alt. 15—17 μ. Sydney Water Supply.

Syn.: *P. tabulatum* var. *caudatum* Playf.

Diese Form gehört zum Typus III. Sie ist identisch mit *P. munusculum* mihi. (Ich habe die Grenze für die Größe dieser Form mit 30 μ angegeben (Bestimmungstabelle), dieselbe geht ohne Unterbrechung in größere Formen über, die aber dann nach Woloszyńska anders benannt werden.)

10. ***Peridinium caudatum*** **var.** ***guildfordense*** Playf. (Fig. 4.)

Peridinium minutum, subglobosum (vel ovale), glabrum, ubique rotundatum; fossa transversa tenui, modo spirali fere circulata. Epivalva conico-rotundata, lateribus, asymmetrice arcuatis, fovea subapicali instructa; tabulis aequatoriis pentagonis 7; apicalibus 4 magnis hexagonis, ventralibus 2, dorsalibus 2; tabula singula dorsali pentagona (fere quadrata) pro tabulis ventralibus disposita. Hypovalva tenuis, paene scutelliformis, quam epivalva angustior; tabulis aequatoriis 5, antapicalibus 2, non omnius aequalibus, modo oblique dispositis; fossa longitudinali brevi.

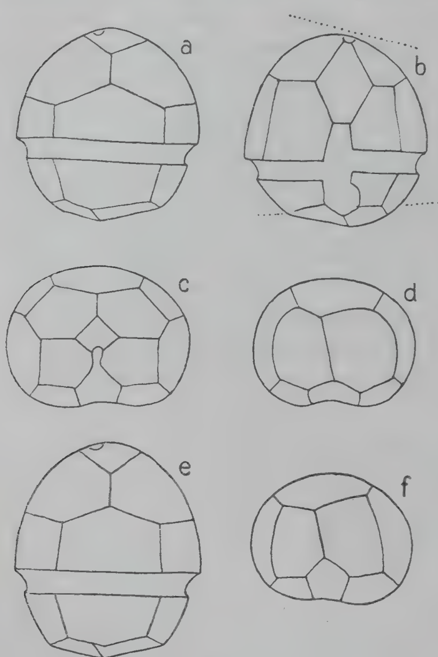


Fig. 4.

Fig. 4. *Peridinium caudatum* var. *guildfordense* Playf. (1000 × vergr.) a) Dorsalansicht. b) Ventralansicht. c) Epivalvatäfelung. d) Hypovalvatäfelung. e) Mehr ovale Form, dorsal. f) Hypovalva der letzteren.

Long. 19—31 ½, lat. max. 17—28 ½ μ. Guildford, Auburn, Fairfield, Botany, Rookwood, Centennial Park, Lismore.

Entspricht dem Typus III. Die schöne Abrundung der ganzen Zelle fällt zwar in die Augen, doch könnte es ein „Jugendstadium“

sein, dann wäre diese Abrundung belanglos. Von Wichtigkeit ist die Ausbildung der Hypovalva: hat dieselbe bei stark gepanzerten Formen wirklich immer nur stumpfe Ecken (ohne Stacheln), so würde eine bemerkenswerte Formausbildung vorliegen. Ich neige aber nach den Playfair'schen Abbildungen zu der Vermutung, daß diese Form, wenn der Panzer stärker wird, Stacheln bekommt. Dasselbe könnte vielleicht für die nächsten Formen gelten.

Diese Frage ist bei diesen sehr kleinen Formen außerordentlich schwierig zu entscheiden. Oft sind die Stacheln winzig klein; manchmal fehlen sie, weil das Material nicht mehr gut ist. Nur die Untersuchung größerer Mengen von Exemplaren derselben Art gibt hier verhältnismäßige Sicherheit. —

11. *Peridinium caudatum* var. *planktonicum* Playf.
(Fig. 5.)

Forma late ovata, modo angulata; fossa transversa circulata. Epivalva conica, lateribus symmetricis, fovea apicali instructa. Hypovalva tam lata quam epivalva, a tergo modo excavata; fossa longitudinali valde dilatata usque ad marginem posteriorem extensa; tabulis antapicalibus modo inaequalibus, paullo oblique dispositis.

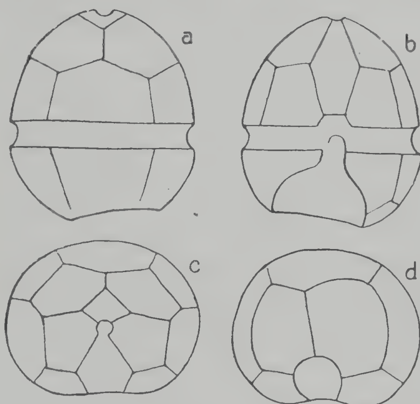


Fig. 5. *Peridinium caudatum* var. *planktonicum* Playf. (1000 × vergr.)
a) Dorsalansicht. b) Ventralansicht. c) Epivalvatäfelung. d) Hypovalvatäfelung.

Fig. 5.

Long. 23—32, lat. 20—28 μ. Sydney, Water, Supply, Brisbane.
Syn.: *P. tabulatum var. africanum* (Lemm) Playf.

Diese Form könnte ein dickes gepanzertes Stadium der vorhergehenden sein (etwas andere Formausbildungen, besonders der Längsfurche, kommen auch bei uns überall vor), betr. der Hypovalva gilt dasselbe wie bei 10. Bevor ich nicht selber Material daraufhin durchgesehen habe, ob nicht doch, wenigstens bei einzelnen Exemplaren, Stachelbildungen vorkommen, würde ich die Form unbedenklich zu *P. munusculum mihi* stellen. Ich habe lange meine Aufmerksamkeit gerade auf diesen Punkt gelenkt: stachellose Formen

findet man häufig unter winzig bestachelten, aber ich würde dieselben nicht als besondere Varietät oder Art ansehen, schon weil bei der Kleinheit der Exemplare und den stetigen Übergängen praktisch hierüber oft kaum eine Entscheidung zu treffen ist.

12. *Peridinium caudatum* var. *morsum* Playf.

Epivalva apice in rostrum brevem truncatum producta. Hypovalva depresso pone latissime excavata.

Long. 23—28 $^1/_2$, lat. 20—26 μ (Fundort wie 11).

Syn.: *P. tabulatum var. pusillum f. morsa* Playf.

Diese Form ist als identisch mit 11. anzusehen.

13. *Peridinium geminum* Playf. (Fig. 6.)

Peridinium minutum ad P. caudatum var. guildfordensem valde accedens, glabrum, subglobosum; fossa transversa tenuis. Epivalva crateriformis, fovea subapicali instructa; lateribus asymmetricis, arcuatis; tabulis aequatoriis pentagonis 7; apicalibus 5 (dorsalibus 3, ventralibus 2). Hypovalva tenuis, depressa, scutelliformis quam epivalva angustior; tabulis antapicalibus magnis 2, inaequalibus, oblique dispositis, fossa longitudinali brevi.

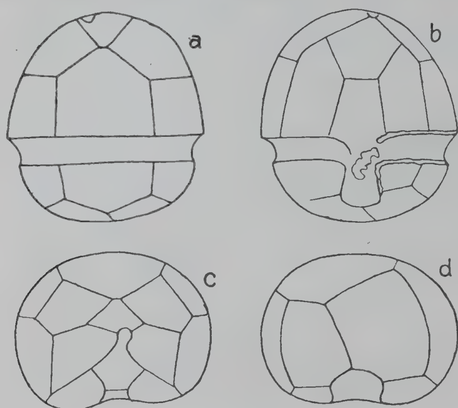


Fig. 6.

Fig. 6. *Peridinium geminum* Playf. 1000 × vergr.
a) Dorsalansicht. b) Ventralansicht. c) Epivalvatäfelung. d) Hypovalvatäfelung.

Long. 20—31, lat. epiv. 18—26, lat. hypov. 16—23, crass. 20—23 μ. Guildford, Botany.

Entspricht dem Typus I. Diese Form fällt in den Variationsbereich von *P. pusillum* Lemm und ist daher meines Erachtens zu streichen. —

14. *Peridinium geminum* var. *elegans* Playf. (Fig. 7.)

Forma valde ovata, modo angulata. Epivalva conica, fere triangularis, sursum acuminata; fovea apicali instructa; lateribus symmetricis quam levissime arcuatis, fere rectis, paullulo angulatis;

tabulis aequatoriis prae epivalvae altitudinem altissimis; tabula rhomboidea sursum plus minus arcuata. Hypovalva tabulis antapicalibus aequalibus. Cetera ut in forma typica.

Long. 25—26, lat. 21—23, epiv. alt. 14 ½—16 μ. Guildford; Sydney Water Supply.

Wie angedeutet, sind die von PLAYFAIR angeführten charakteristischen Merkmale (Umrißform der Zelle und der Platten) unwesentlich. Indessen ist die Täfelung bemerkenswert, sie gehört zum Typus II! Dieser Typus ist als seltener Übergang zwischen Typus I und III aufzufassen! Ich habe vorgeschlagen, um die Nomenklatur nicht zu sehr zu komplizieren, stets für Typus II die Bezeichnung „*var. contactum*“ anzuwenden. Eine Form *P. pusillum var. contactum* habe ich bisher nicht aufstellen können, weil mir die Stachelverhältnisse der Hypovalva nicht sicher genug erkannt zu sein schienen (siehe Besprechung zu 10 und 11), daß solche Formen auch bei uns vorkommen, ist schon durch bloße Überlegung sehr wahrscheinlich. Ist die *var. elegans* PLAYF. wirklich eine konstante Form, so würde sie aus Prioritätsgründen *P. pusillum var. elegans* zu bezeichnen sein, wenn man nicht *var. contactum* sagen will.

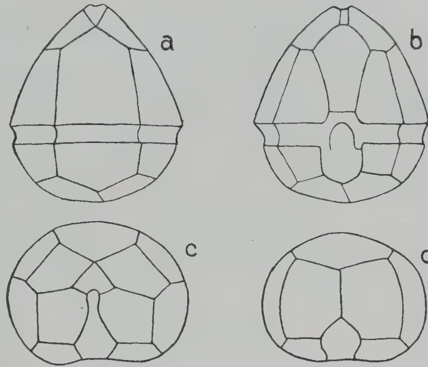


Fig. 7.

Fig. 7. *Peridinium geminum* var. *elegans* PLAYF. (1000 × vergr.)
a) Dorsalansicht. b) Ventralansicht. c) Epivalvatäfelung. d) Hypovalvatäfelung.

15. ***Peridinium geminum*** var. ***excavatum*** PLAYF. (Fig. 8.)

Forma ovata vix angulata. Epivalva conica, fovea apicali, lateribus symmetricis quam levissime arcuatis; tabulis aequatoriis altissimis, tabula rhomboidea longissima. Hypovalva pone oblique excavata, interdum spinis minutis

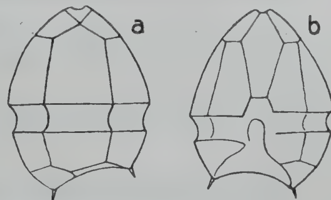


Fig. 8.

Fig. 8. *Peridinium geminum* var. *excavatum* PLAYF. (1200 × vergr.)
a) Dorsalansicht. b) Ventralansicht.

binis armata; fossa longitudinali valde dilatata usque ad marginem posteriorem extensa.

Long. 16—21, lat. 14—15 $^1/_2$ μ. Sydney Water Supply.

(Typus II.) Die Besprechung dieser Form kann mit der nächsten vereinigt werden, da ich beide als identisch ansehen würde. Breite und schmale Formen derselben Art habe auch ich abgebildet, z. B. Arch. f. Naturgesch. 84. Jahrg., 1918, Abt. A. Heft 8, S. 141 unten und 142.

16. ***Peridinium geminum* var. *angulosum*** Playf. (Fig. 9.)

Forma angulosa, prae longitudinem latissima, fossa transversa tenui. Epivalva latissime conica, subtriangularis; fovea apicali; lateribus symmetricis fere rectis; tabulis aequatoriis altissimis. Hypovalva valde excavata paene truncata, interdum spinis minutissimis binis armata, lateribus rectis, fossa longitudinali latissime dilatata; tabulis antapicalibus maxime inaequalibus.

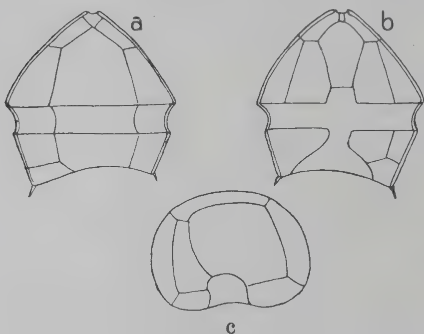


Fig. 9.

Fig. 9. *Peridinium geminum* var. *angulosum* Playf. (1000 × vergr.) a) Dorsalansicht. b) Ventralansicht. c) Hypovalva.

Long. 19—25, lat. 19—22 μ. Botanic Gardens, Sydney.

(Typus II.) Man könnte diese beiden letzten Formen als *P. munusculum* var. *contactum mihi* bezeichnen, da auch unter diesen solche Exemplare mit deutlicher Ausrandung der Hypovalva vorkommen. Ich würde es für praktischer halten, dies zu tun; es ist aber das schließlich Sache des persönlichen Geschmacks. Die *var. angulosum* macht in der Tat in der äußeren Form einen etwas abweichenden Eindruck.

17. ***Peridinium umbonatum* var. *inaequale*** Lemm.

Die von Playfair abgebildete Form ist bei ihrer Größe von 22$^1/_2$ μ ein *Peridinium pusillum* Lemm.

18. ***Peridinium umbonatum* var. *centenniale*** Playf. (Fig. 10.)

Peridinium parvum, subglobosum, ubique, rotundatum, haud angulatum, fossa transversa in partes duas maxime inaequales

divisum; fossa transversa tenui, in spira disposita. Epivalva rotundata, crateriformis, fovea subapicali instructa, lateribus asymmetricis. Hypovalva tenuissima, scutelliformis, pone convexa, multo quam epivalva minor et paullulo angustior; fossa longitudinali modo dilatata usque ad marginem posteriorem extensa; tabulis antapicalibus aequalibus, modo oblique dispositis.

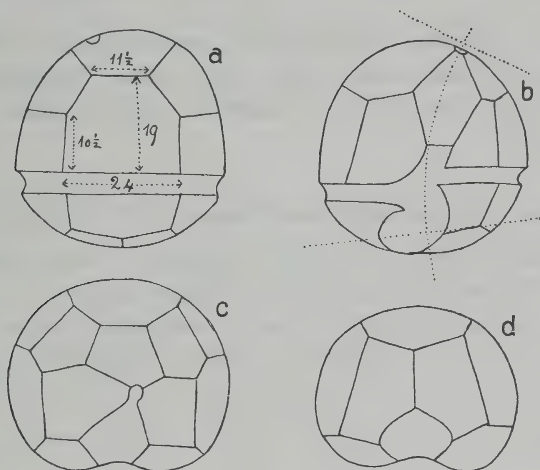


Fig. 10. *Peridinium umbonatum* var. *centenniale* PLAYF. (800 × vergr.)
a) Dorsalansicht. b) Ventralansicht. c) Epivalvatäfelung. d) Hypovalvatäfelung.

Long. = lat = 30—44, crass. c. 32 μ. Centennial Park, Sydney; Lismore.

Besprechung siehe folgende Form:

19. ***Peridinium umbonatum*** var. ***ovale*** PLAYF. (Fig. 11.)

Peridinium parvum, ovale, ubique rotundatum, per fossam transversam tenuem in partes duas maxime inaequales divisum. Epivalva

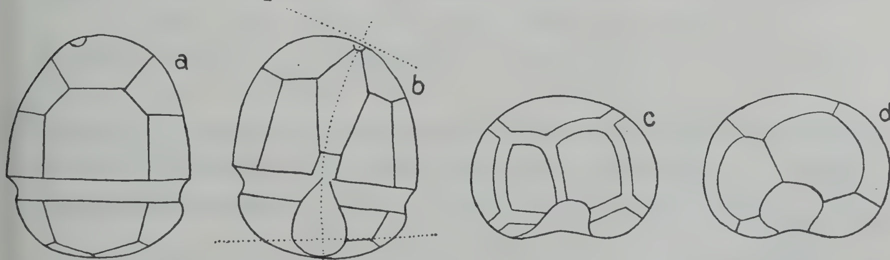


Fig. 11. *Peridinium umbonatum* var. *ovale* PLAYF. (1000 × vergr.)
a) Dorsalansicht. b) Ventralansicht. c) Hypovalva. d) Eine andere Hypovalva.

altissima, rotundata, alte crateriformis; lateribus asymmetrice arcuatis; fovea excentrica, subapicali. Hypovalva multo quam epivalva minor palluloque angustior, scutelliformis, pone arcuatis; fossa longitudinali modo dilatata, usque ad marginem posteriorem extensa; tabulis antapicalibus inaequalibus, oblique dispositis.

Long. $28^1/_2$—32; lat. 21—28, epiv. alt. 18—22 μ. Guildford, Lismore.

(Typus I.) Form 18 und 19 sind wahrscheinlich „Glenodiniumstadien" von *P. umbonatum*. Dann wäre eine Neubenennung nicht nötig. Immerhin hat Form 18 äußerlich eine gewisse eigenartige Ausprägung.

20. *Peridinium intermedium* Playf. (Fig. 12 a—e.)

Peridinium medium, maxime angulata; fossa transversa fere circulata; membrana glabra. Epivalva quam hypovalva paullo major, angulata, ad apicem fovea distincta instructa; foveae marginibus quasi spinis minutis protractis; tabulis concavis, aequatoriis 7;

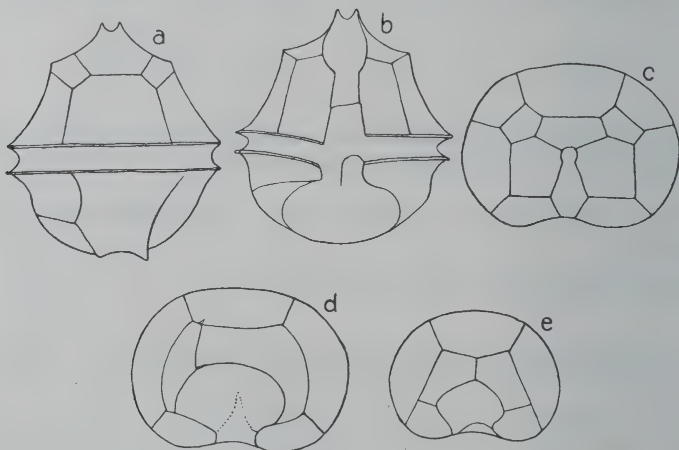


Fig. 12 a—e. *Peridinium intermedium* Playf. (660 × vergr.)
a) Dorsalansicht. b) Ventralansicht. c) Epivalvatäfelung. d) Hypovalvatäfelung.
e) Seltenere Form der Hypovalvatäfelung.

apicalibus pentagonis, dorsalibus 3 minoribus, ventralibus 2 majoribus. Hypovalva rotundata; fossa longitudinali valde dilatata, usque ad marginem posteriorem extensa; tabulis concavis, antapicalibus maxime plerumque (?) inaequalibus, angustis, excavatis.

Long. 44—$46^1/_2$, lat. 40—42, crass. 25 μ. Sydney Water Supply; Lismore.

Syn.: *P. tabulatum* var. *intermedium* PLAYF.

Gehört zum Typus I. Es ist ein *P. umbonatum* mit eigenartigem Habitus und könnte wohl als eigene Art von ersterer Form abgetrennt werden, falls die gegebenen Merkmale konstant auftreten. Auffallend ist nur, daß bei der folgenden Form das Hauptmerkmal: konkave Tafeln, bereits fast fehlt! Hierdurch rücken doch beide Formen gewissen WOŁOSZYŃSKA'schen Arten sehr nahe!

21. ***Peridinium intermedium* var. *conicum*** PLAYF. (Fig. 12.)

Forma minus angulata; tabulis minime concavis. Epivalva lateconica, subtriangularis; lateribus fere rectis; fovea apicali sine spinis. Hypovalva depressa, subtruncata, spinis ternis armata.

Long. 38, lat. 38, epiv. alt. 23 μ. Sydney Water Supply.

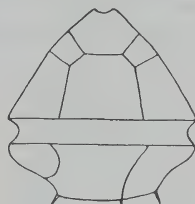

Fig. 12f.

Fig. 12f. *Peridinium intermedium* var. *conicum* PLAYF. (660× vergr.) Dorsalansicht.

Typus I. Falls man *P. intermedium* als Art aufrecht erhalten will, wäre dieses eine recht gute Varietät.

Gruppe: *Peridinium güstrowiense* (*volzii*).

Die nun zu besprechenden Peridineen scheinen in ihrer Täfelung alle mit *P. güstrowiense mihi* übereinzustimmen, während ihre Areolierung meist von derjenigen der einheimischen Formen abweicht. Mir ist PLAYFAIR's Abbildung (Textfig. 17) von „*P. willei var. australe* G. S. WEST“ [1]) ganz außerordentlich interessant, weil ich vermutete, daß diese Form mit *P. güstrowiense mihi* identisch sei. Ich halte nunmehr *P. volzii*, seine Varietät *australe* und *P. güstrowiense* alle für dieselben Formen. Hierüber kann wohl heute kaum mehr ein Zweifel bestehen. Denn bei LEMMERMANN (Kryptogamenflora der Mark Brandenburg Bd. 3, 1910) schließt die Abbildung S. 653. Fig. 17 die Abbildung 15 derselben Tafel aus! Nach Abb. 17 ist die Form nichts anderes als *P. güstrowiense* mit besonders kleiner Rautenplatte, wie sie sich auch bei uns findet. Bei *Peridinium volzii var. australe* ist dortselbst Seite 651 Fig. 29 dieselbe fehlerhafte Abbildung der dorsalen Seite gegeben. Somit wären alle diese Formen als *P. volzii*

---

[1]) In LEMMERMANN's Kryptogamenflora finden wir nur eine Form *P. volzii* var. *australe* G. S. WEST angegeben. Diese ist ohne Zweifel identisch mit *P. willei* var. *australe* G. S. WEST, wie sie PLAYFAIR nannte!

Lemm. zu bezeichnen und auch meine Art *güstrowiense* müßte gestrichen werden. Es wäre wünschenswert, australisches Material zur endgültigen Entscheidung dieser Frage durchzusehen!

22. ***Peridinium striolatum*** Playf. (Fig. 13a—d.)

Peridinium magnum, ovale vel ovatum, fossa transversa circulata (vel minime spirali) in partes duas inaequales divisum; a vertice visum multo compressum; membrana per longitudinem crasse striata. Epivalva rotundato-conica, haud angulata, ad apicem late-rotundata; tabulis aequatoriis 7, apicalibus dorsalibus 4 (medianis hexagonis 2, lateralibus pentagonis 2); tabulis apicalibus ventralibus pentagonis 2; tabula rhomboidea plerumque rotundata, circulata vel ovali; fossa longitudinali (parte superiore in epivalva) plerumque longissima et cum tabula rhomboidea plus minus coalita. Hypovalva crateriformis, interdum plus minus angulata; fossa longitudinali pone dilatata usque ad marginem posteriorem extensa; tabulis antapicalibus aequalibus, depressis, ad latera protractis, saepe oblique dispositis.

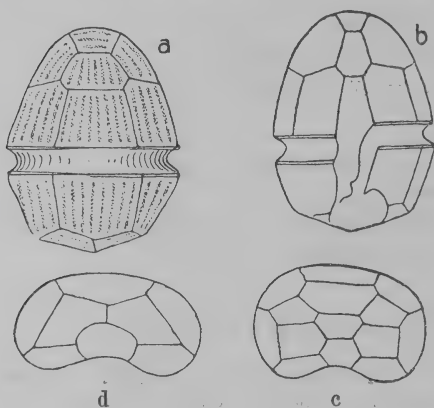


Fig. 13.

Fig. 13. *Peridinium striolatum* Playf. a) Dorsalansicht. b) Ventralansicht. c) Epivalvatäfelung. d) Hypovalvatäfelung.

Long. 44—48, lat. 34—38, epiv. alt. 23—25, crass. 23 μ.

Centennial Park, Sydney; Botany.

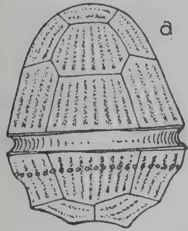
Ich halte auch diese Form für nichts anderes als *P. volzii-güstrowiense*. Langgestreckte Exemplare dieser Art gibt es auch bei uns. Doch ist vorderhand über diese Form nichts Sicheres auszusagen. Indessen ist die Abbildung von der Ventralseite und der allgemeine Charakter der Täfelung so typisch für *P. volzii-güstrowiense*, daß ich nicht fehlzugehen glaube, wenn ich annehme, daß *P. striolatum* in den Variationsbereich von *P. volzii-güstrowiense* fällt! Nur die Art der Areolierung ist abweichend, aus diesem Grunde könnte jene Art von letzterer Form getrennt werden. Dasselbe gilt von sämtlichen Varietäten von *P. striolatum!* Sie alle unterscheiden sich nur unwesentlich von der Hauptform, vor allem durch die Art der Areolierung (Leistenbesatz).

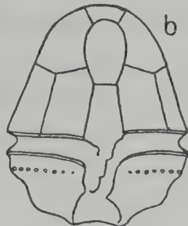
23. ***Peridinium striolatum* var. *rugosum*** PLAYF. (Fig. 14 a, b).

Forma hypovalva magis angulata, tabulis concavis; tabulis antapicalibus interdum inaequalibus et contortis; nonnunquam granulis vel costis brevibus in serie unica paullo infra fossam transversam ornata. Cetera ut in forma typica.

Long. 44—51, lat. 34—46, epiv. alt. 23—27, crass. 23—27 μ. Centennial Park; Botany.

Diese Varietät halte ich für identisch mit der Hauptform.





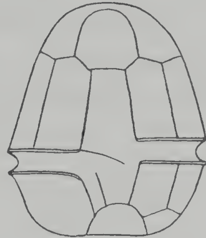


Fig. 14. Fig. 15.

Fig. 14. *Peridinium striolatum* var. *rugosum* PLAYF.
a) Dorsalansicht. b) Ventralansicht.

Fig. 15. *Peridinium striolatum* var. *truncatum* PLAYF. Ventralansicht.

24. ***Peridinium striolatum* var. *truncatum*** PLAYF. (Fig. 15.)

Forma hypovalva pone truncata, lateribus arcuatis. Cetera ut in forma typica.

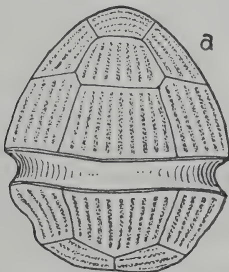
Long. 51—52, lat. 42—49 μ. Botany; Lismore.

Nicht wesentlich verschieden von voriger Varietät.

25. ***Peridinium striolatum* var. *acuminatum*** PLAYF. (Fig. 16.)

Forma modo irregularis; epivalva magis acuminata.

Long. 52, lat. 46 μ. Centennial Park, Sydney.



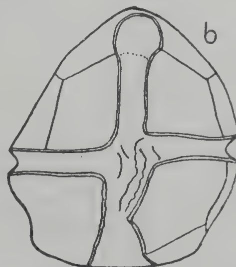


Fig. 16. *Peridinium striolatum* var. *acuminatum* PLAYF.
a) Dorsalansicht. b) Ventralansicht.

Die Längsfurche halte ich für eine Abnormität, wie solche überhaupt bei Peridineen sehr häufig sind.

26. ***Peridinium striolatum* var. *auburnense*** Playf. (Fig. 17.)

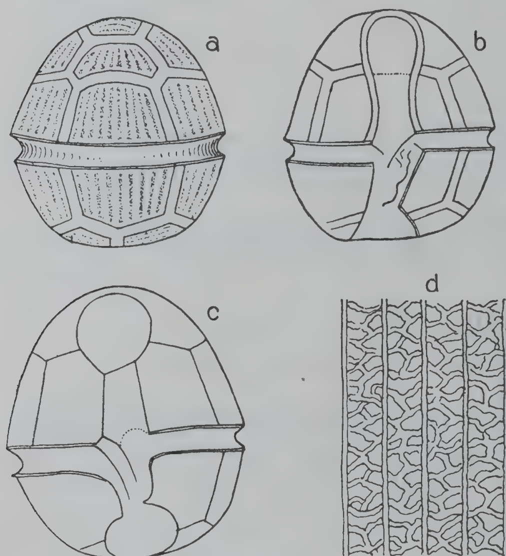
A forma typica differt solum in membrana per longitudinem levissime costata, inter costas late reticulata.

Long. 45—57, lat. 40—53, epiv. alt. 24—30 μ. Auburn; Centennial Park; Lismore.

Des eigenartigen Leistenbesatzes wegen könnte diese Form als Varietät abgetrennt werden. (Evtl. *P. volzii var. auburnense* zu benennen!)

27. ***Peridinium willei* var. *australe*.** G. S. West.

Diese Form ist ganz sicher identisch mit *P. volzii-güstrowiense*, so daß ich von einer Besprechung absehen kann. Ich habe dieselbe auch im Viktoria-Nyanza in Afrika in Mengen typisch gefunden.



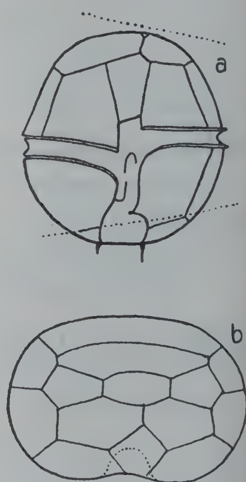


Fig. 17. Fig. 18.

Fig. 17. *Peridinium striolatum* var. *auburnense* Playf.
a) Dorsalansicht. b) Ventralansicht. c) Ventralansicht eines anderen Exemplars. d) Areolierung, stark vergrößert.
Fig. 18. *Peridinium willei* var. *botanicum* Playf.
a) Ventralansicht. b) Epivalvatäfelung.

28. ***Peridinium willei* var. *botanicum*** Playf. (Fig. 18.)

Forma in conspectu dorsali fere circulata nec ad latera protracta; hypovalva a tergo spinis minutis binis armata; fossa longitudinali magis, distincte definita.

Long. 42—60, lat. 40—60, epiv. alt. 21—30, crass. 30—37 μ.

Botanic Gardens; Botany; Guildford; Fairfield, Sydney Water Supply, Lismore.

Diese Form unterscheidet sich von *P. volzii-güstrowiense* nur durch die beiden Stacheln am Ende der Längsfurche, könnte deshalb als Varietät *botanicum* aufrecht erhalten werden.

29. ***Peridinium australe*** PLAYF. (Fig. 19 u. 20.)

Peridinium magnum, globosum vel subglobosum, plerumque rotundatum sed interdum angulatum; fossa transversa submediana

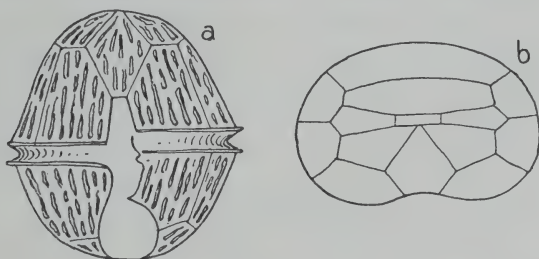


Fig. 19. *Peridinium australe* PLAYF., von Brisbane.
a) Ventralansicht. b) Epivalvatäfelung.

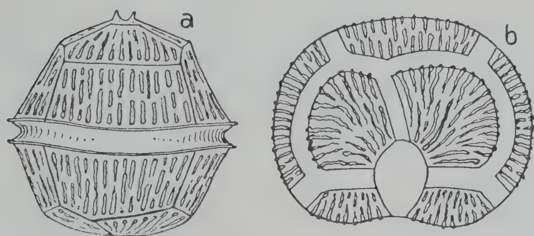


Fig. 20. *Peridinium australe* PLAYF., von Sydney.
a) Dorsalansicht. b) Hypovalvatäfelung.

paullo spirali divisum. Membrana rugulosa, rugis per longitudinem dispositis. Epivalva hemisphaerica interdum fovea apicali atque spinis minutis binis instructa, praecipue ad apicem versus compressa; tabulis aequatoriis 7; sulapicalibus 3 (dorsali una latissima, ventralibus 2) et inter eas, paene exacte apicalibus, tabulis 3 angustis (mediana minima, rectangulari) in serie transversa dispositis; tabula rhomboidea ad apicem extensa. Hypovalva hemisphaerica; fossa longitudinali usque ad marginem posteriorem extensa, pone modo dilatata; tabulis antapicalibus 2, inaequalibus, coalitis; margine rotundata; sutura obscura.

Long. 44—54, lat. 42—59, crass. 31—40 μ.
Sydney.

Long. 47—53, lat. 38—48 μ. Brisbane.

Sydney Water Supply, Centennial Park; Botany; Guildford; Brisbane.

Syn. Peridinium tabulatum var. *Westii f. australis* Playf.

Playfair bildet diese Form zweimal ab: Taf. XLI aus Brisbane (Fig. 4a—c) und Taf. XLII aus Sydney (Fig. 8a—d). Die Form aus Brisbane hat **keinen** Apex, während diejenige aus Sydney einen Apex besitzt! Daher gehören beide Formen **nicht** zusammen! Die Form aus Sydney gehört wahrscheinlich der Gruppe *P. tabulatum* an, während die Form aus Brisbane sich von *P. volzii-güstrowiense* nur durch den eigenartigen Leistenbesatz unterscheidet! Ich würde letztere als Varietät zu *P. volzii* stellen. Wo erstere hingehört, ist nach Playfair's Abbildungen schwer zu entscheiden. Es wäre wünschenswert, daß Verf. die Epivalvatäfelung der Form mit Apex nochmals genau abbildet, denn Abb. 8a und Abb. 8b (Taf. XLII) nach Playfair stimmen in der Angabe der von den l m a p und r m a p gebildeten Interkalarstreifen nicht überein!

30. ***Peridinium hieroglyphicum* var. *ovatum*** Playf. (Fig. 21.)

Über diese Form ist nichts Sicheres auszusagen. Vermutlich ist sie ähnlich wie *P. australe* Playf.: Form aus Sydney gebaut, von der sie sich im übrigen dadurch unterscheidet, daß der Leistenbesatz hieroglyphenartig gewunden erscheint und daß sie am Ende der Längsfurche zwei Stacheln trägt.

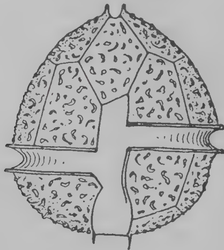


Fig. 21.

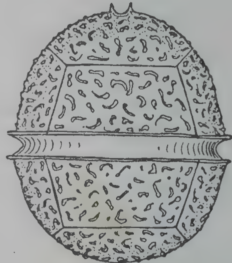


Fig. 22.

Fig. 21. *Peridinium hieroglyphicum* var. *ovatum* Playf. Ventralansicht.
Fig. 22. *Peridinium hieroglyphicum* var. *rotundum* Playf. Dorsalansicht.

31. ***Peridinium hieroglyphicum* var. *rotundum*** Playf. (Fig. 22).

Ebenfalls vollständig unsicher. Hier fehlen die beiden Stacheln am Ende der Längsfurche! Die Form ist mehr abgerundet. (Selten von Playfair gefunden.)

Nun fehlen noch zwei Formen, die von den übrigen abweichende Täfelung besitzen.

32. ***Peridinium granulosum*** Playf. (Fig. 23.)

Long. 49—76, lat. 53—76, crass. 63 μ.

Sydney Water Supply; Botanic Gardens; Botany; Auburn; Fairfield; Brisbane.

Syn. *Peridinium tabulatum* var. *granulosum* Playf.

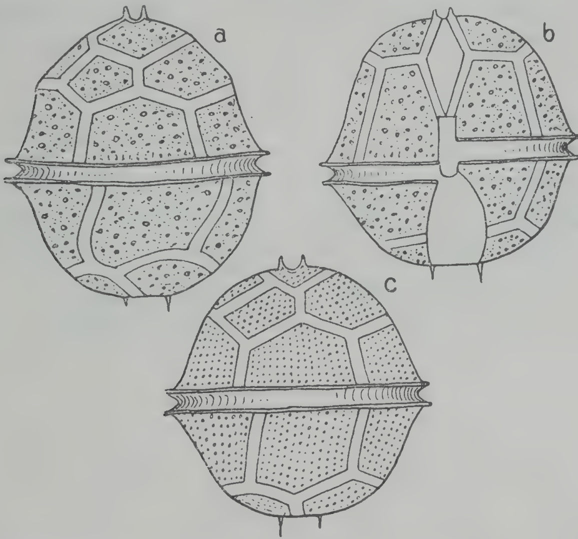


Fig. 23. *Peridinium granulosum* Playf. a) Dorsalansicht. b) Ventralansicht. c) Dorsalansicht mit anderer Areolierung.

Leider gibt Playfair keine Abbildung der Epivalvatäfelung. Ich möchte glauben, daß Playfair irrt, wenn er annimmt, daß *P. granulosum* zur *cinctum*-Gruppe gehört. Wo sollte da ein Apex liegen, da doch die dreieckige Platte bei *P. cinctum* gerade auf dem Scheitel der Epivalva gelegen ist? Eher wäre es wahrscheinlich, daß diese Form zur *aciculiferum*-Gruppe gehört. (Die Abbildung von *P. aciculiferum* bei Schilling S. 39, Fig. 42c entspricht nicht den Tatsachen!) Ich schließe das aus der charakteristischen Lage der d. a. p. Ähnliche Formen (ohne Apex) sind von Woloszyńska abgebildet worden und es ist auffallend, wie ähnlich ihre Abbildung 1 (Taf. 11 der Poln. Süßw.-Perid.) von *P. wierzejski* der Abb. 1 b (Taf. XLIII) von Playfair ist! Bis auf die beiden Stacheln am Ende der Längsfurche sind die beiden Formen fast identisch, vorausgesetzt, daß meine Vermutung betr. der Täfelung richtig ist!

Auch diese Formengruppe pflegt stark abzuändern! Interessant ist jedenfalls, daß Playfair hier selber eine so große Verschiedenheit in der Punktierung der Plattenoberflächen feststellt!

33. *Peridinium zonatum* Playf. (Fig. 24).

Peridinium magnum, globosum; fossa transversa, spirali, submediana, divisum; membrana glabra; tabulis omnibus (antapicalibus exceptis) rugis incrassatis, rectis, parallelis, binis, transverse dispositis ornatis; tabulis antapicalibus ut in P. australi rugulosis. Epivalva hemisphaerica rotundata haud angulata; tabulis aequatoriis 7;

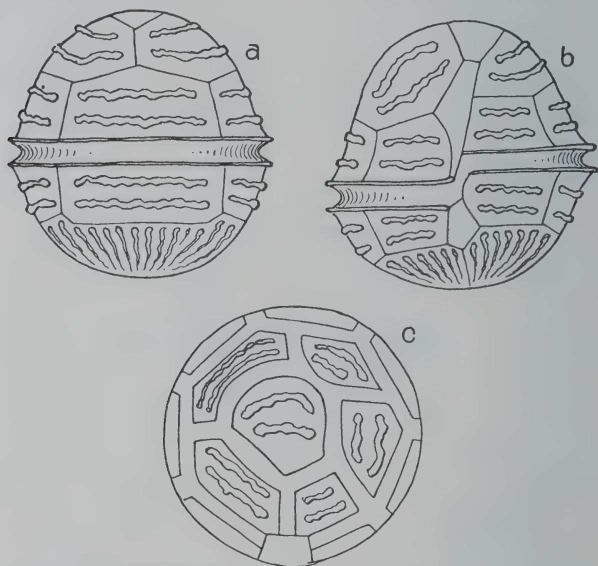


Fig. 24. *Peridinium zonatum* Playf. (500× vergr.).
a) Dorsalansicht. b) Ventralansicht. c) Epivalva.

tabulis subapicalibus dorsalibus 2, ventralibus 2; tabula apicali una, laterali una. Hypovalva hemisphaerica, rotundata, haud angulata; tabulis aequatoriis 5, apicalibus 2 in tabulam unam subcirculatam coalitis.

Long. = lat = 50—54 μ. Sydney Water Supply. Syn.: *P. tabulatum var. zonatum* Playf.

Diese Form ist wahrscheinlich neu. Auf den ersten Blick finden wir eine Ähnlichkeit der Epivalvatäfelung mit *Sphaerodinium* Wolosz. Indessen sind diese Formen nicht miteinander ohne weiteres zu vergleichen, weil *Sphaerodinium* eine *Glenodinium*-artige Hülle hat, während die Playfair'sche Form den gepanzerten Peridineen an-

gehört. Es wäre aber doch interessant, zu untersuchen, ob *P. zonatum* wirklich stets einen Kreis von nur 5 kreisförmig gelagerten Platten auf der Epivalva hat, oder ob auch, wie bei *Sphaerodinium* 6 Platten vorkommen.

Immerhin ist es möglich, daß meine Vermutungen gänzlich falsch sind, denn vorliegende Form könnte in der Tat, wie PLAYFAIR bemerkt, ähnlich wie *P. cinctum* getäfelt sein! Auf jeden Fall müßte die Epivalvatäfelung nochmals genau dargestellt werden! (Variationsfähigkeit!)

34. *Exuviella lima* (EHRBG.) SCHÜTT.

PLAYFAIR fand diese Form im Süßwasser. (Canley Vale; Fairfield; Botanic Gardens, Centennial Park.) Er beschreibt eine neue Varietät scrobiculata, gekennzeichnet durch die Worte: „Membrana crasse scrobiculata; areolata etiam“, und eine neue Varietät major: „Forma duplo major, ovalis vel ovata; membrana crasse scrobiculata“. Long. 48—52, lat. 36—38 μ. (Botany). Dieselbe Größe (40—50 μ) wird aber von PAULSEN (Nord. Plankton) ebenfalls angegeben.

Zusammenfassend möchte ich am Schlusse bemerken, daß es gerade bei den Peridineen schwer ist, Formen zu beurteilen, die man nicht unter dem Mikroskope gesehen hat! Nach meinen Erfahrungen ist man oft erstaunt, wie weit Zeichnungen von fremder Hand von der Wirklichkeit entfernt sind. Daher muß ich hier besonders betonen, daß PLAYFAIR anscheinend seine Abbildungen sehr genau gegeben hat. Das ist bei den Peridineen oft nicht leicht. Indessen wäre, wie bemerkt, zu wünschen, daß nicht jede kleine Formabänderung mit einem neuen Namen belegt wird. Nur eingehende Untersuchungen über die Variationsbreite der Formen werden hier die nötige Sicherheit zur Abgrenzung der Arten und Varietäten geben. Eine solche Abgrenzung hat sich bei einzelnen Arten bis heute noch nicht durchführen lassen. Hierzu sei bemerkt, daß gerade die ersten von PLAYFAIR angeführten Peridineen (Typus I, II und III) dadurch problematisch bleiben, weil sie in so sehr verschiedener Größe auftreten. Die Großen werden von den Kleinen durch die Grenze 30 μ getrennt. Diese ist recht willkürlich, hat sich jedoch als praktisch erwiesen. PLAYFAIR's Formen schwanken nun vielfach in der Größe gerade um 30 μ, wodurch ihre Beurteilung erschwert wird. Doch dürfte 30—32 μ bei ihnen meist die

Maximalgröße sein, in diesem Falle kann man in ihrer Beurteilung nicht mehr irren.

Noch ein Wort über die verschiedenen „Entwicklungsstadien" bei den Peridineen. Es ist zu beachten, daß allgemein jedes Peridinium als „nackte Form" auftreten kann, die sich allmählich wieder mit einer immer dicker werdenden Hülle umgibt. Ist diese Hülle noch zart, so bietet uns eine Form oft ein gänzlich anderes Bild als später, wenn der Panzer stärker geworden ist! Besonders die Areolierung (Leistenbesatz) tritt erst mit der Festigung des Panzers stärker hervor; dies ist bei Aufstellung der Arten zu berücksichtigen. Aber auch die mit einer starken Hülle versehenen Vertreter unterliegen bedeutenden Variationen in der Formausbildung, so daß ich es für überflüssig halten muß, die Plattenhöhe, kleinere Variationen in der Hauptrichtung des Verlaufes der Längsfurche, Maßverhältnis der Epivalva oder Hypovalva zur ganzen Form, sofern es sich um kleinere Unterschiede handelt u. a. m. als charakteristisch für eine Art anzugeben, wie es Playfair fast überall getan hat. Sobald allerdings solche Unterschiede konstant auftreten, gewinnen sie ein erhöhtes Interesse für die Beurteilung der Formen.

2.

LEBOUR, M. V., D. Sc., Plymouth: *Peridinians.*

1. *Diplopsalis lenticula* and its Relatives.[1])

Besprochen von
E. Lindemann, Berlin-Tempelhof.

(Hierzu 25 Textfiguren.)

Verf. untersucht die von BERGH 1882 unter dem Namen *Diplopsalis lenticula* beschriebenen Peridineen, von welchen sie drei verschiedene Arten angibt. Dazu kommen dann noch Verwandte.

Der Name *D. lenticula* wird für die von PAVILLARD beschriebene Form (1912, 13, 16) aufrecht erhalten, während für eine größere Form MANGIN's Name *Peridiniopsis asymmetrica* (1911) in Anwendung kommt, da der von STEIN gebrauchte und von JÖRGENSEN wiederaufgenommene Name *Diplopelta bomba* verworfen wird. Dafür wird eine neue Verwandte von *Peridiniopsis* mit dem Namen *Diplopelta* belegt. PAULSEN's forma *minor* (1907—08) wird in Übereinstimmung mit PAVILLARD (1913) *Diplopeltopsis minor* genannt.

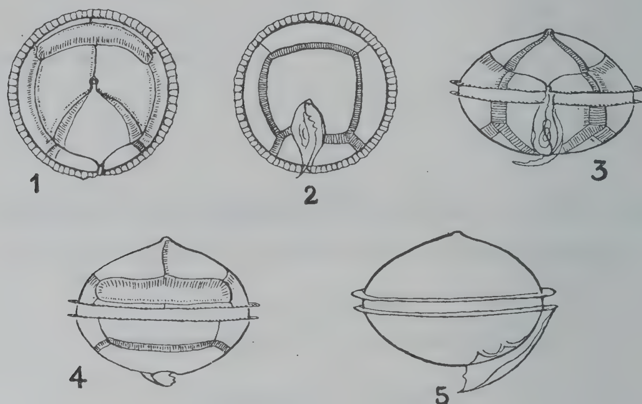
Diplopsalis lenticula BERGH.

BERGH 1882; STEIN 1883; PAVILLARD 1912, 1913, 1916.

Zelle linsenförmig, niedergedrückt; Epi- und Hypovalva von derselben Gestalt. Apex oft undeutlich, doch vorhanden. Zellumriß fast kreisformig. An der linken Seite der Längsfurche befindet sich

[1]) Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom Vol. xii Nr. 4 October 1922.

eine deutliche Flügelleiste; diese reicht bis an den antapicalen Pol, ihr Rand ist mehr oder weniger gezackt. Geißelspalte oval. Querfurche kreisförmig, ihr Rand gezähnelt. Große Pusule. Valven sehr fein punktiert. Interkalarstreifen oft breit, quergestreift. Drei größere Apicalplatten treffen sich am Apex, eine vierte liegt dorsal.



Diplopsalis lenticula Bergh.

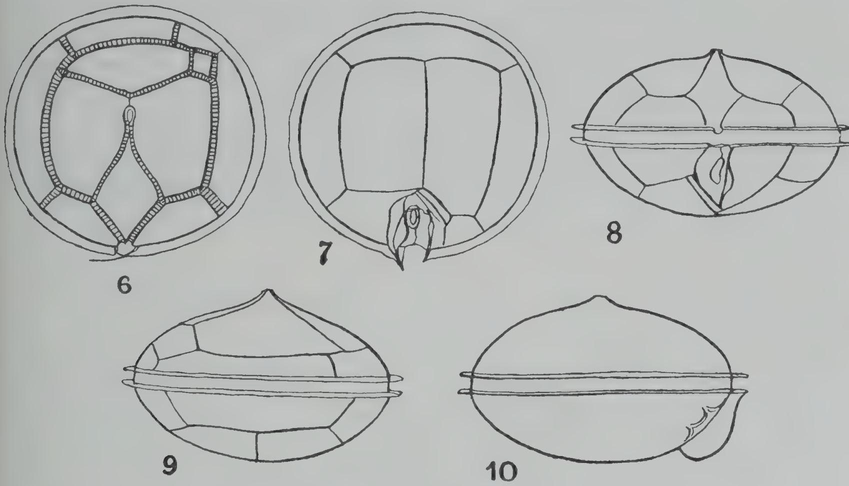
Epivalva mit 6 pr + 1 r + 2 sap + 1 dap. Hypovalva mit 5 pst + 1 at. Fortpflanzung durch Zweiteilung innerhalb der Hülle. Die Breite variiert etwa von 35—55 μ; die häufigste Breite ist 40—45 μ.

Peridiniopsis (Diplopelta) asymmetrica Mangin.

Diplops. lenticula Stein; Schütt 1895; Paulsen 1907; Meunier 1919; *Peridiniopsis asymmetrica* Mangin 1911; *Peridinium lenticula* Paulsen 1912; *Diplopelta bomba* Jörg 1913; Pav. 1913, 1916; *Preperidinium asymmetricum* Mangin 1913; *Peridinium asymmetricum* Ostenf. 1915.

Zelle mehr zusammengedrückt als *D. lenticula*, meist breiter. Die an der linken Seite der Längsfurche befindliche Flügelleiste reicht nur halb bis zum antapicalen Pol; ihr Rand ist glatt. Geißelspalte oval. Querfurche kreisförmig, ihr erhöhter Rand erscheint nicht wie von Stacheln gestützt. Große Pusule. Valven sehr fein punktiert. Interkalarstreifen oft breit, quergestreift. Vier größere Apicalplatten treffen sich in der Nähe des Apex, indessen reicht die dap nicht ganz bis an denselben hinan. Epivalva mit 6 pr + 1 r + 2 sap + 2 dap. Die 1 d a p sehr klein, quadratisch. Hypovalva mit 5 pst + 2 at. Vielleicht soll noch eine ganz kleine Platte auf der Hypovalva an der rechten Seite der Längsfurche vorhanden sein. (Mangin's akzessorische Postäquatorialplatte, Pav. 1913). Fortpflan-

zung wie vorige. Gewöhnlicher Durchmesser etwa 80 μ. Es sollen Exemplare von 50—89 μ Durchmesser gesehen sein.

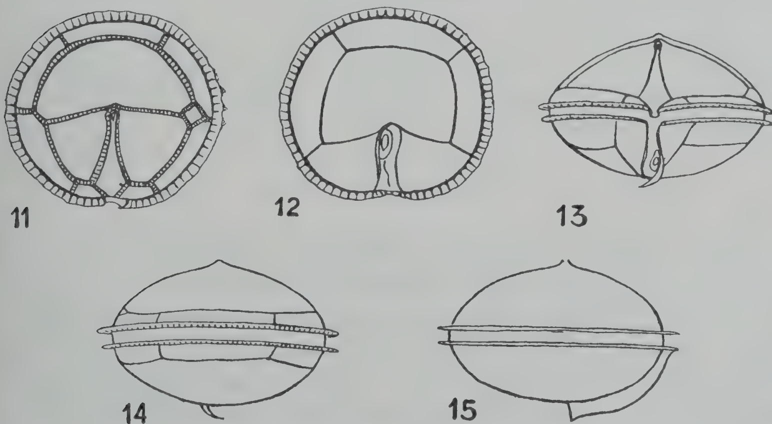


Peridiniopsis (Diplopelta) asymmetrica MANGIN.

Abweichende Formen sind von MANGIN gesehen, und als *V. spherica* bezeichnet. 1911.

Diplopeltopsis minor (PAULS.) PAVILLARD.

D. l. forma minor PAULS.; *D. lentic.* und *sphaerica* MEUNIER 1910; *Perid. lenticulatum* und *Paulseni* MANGIN 1911; *P. Meunierii* PAVILL. 1912; „*Perid. minus*" PAULS. 1912; *D. lentic.* JÖRG. 1913; *Diplopeltopsis minor* PAVILL. 1913; *Perid. lenticula* OSTENF.; *Diplopsalis lentic.* MEUNIER 1919.



Diplopeltopsis minor (PAULS.) PAVILLARD.

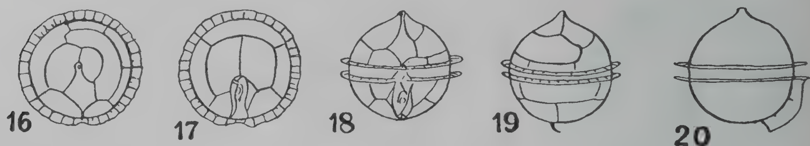
Zelle wie *D. lenticula.* Zellumriß fast kreisförmig. Die an der linken Seite der Querfurche befindliche Flügelleiste ist schmaler, ihr Rand ist nicht gezackt, sie reicht nicht ganz bis an den antapicalen Pol. Querfurche kreisförmig. Große Pusule. Valven sehr fein punktiert. Interkalarstreifen oft breit, quergestreift. Vier größere Apicalplatten treffen sich am Apex. Epivalva mit 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 sap. + 1 dap. Die dap bedeckt fast die ganze hintere Apicalhälfte, während die quadratische sap ganz klein und auf der linken Seite gelegen ist. Hypovalva mit 5 pst + 1 at. Fortpflanzung wie vorige. Querdurchmesser gewöhnlich über 40 μ; er soll von 28—56 μ variieren.

Vorkommen: Zuider See, Westbaltikum, Kattegat, Fjord der Faröes.

Bei der Untersuchung dieser Formen wurden auch eine Reihe kleinerer Arten beobachtet, deren Täfelung aber von der Verf. nicht immer einwandfrei festgestellt werden konnte. Es werden *Diplopsalis pillula* Ostenf. und *D. minima* Mangin genannt. Die Täfelung dieser kleineren Arten variierte überraschend. Eine derselben wurde genauer untersucht und beschrieben, es ist:

Peridiniopsis rotunda Leb.

Da dieselbe Form von mir in meiner im Druck befindlichen Arbeit: „Über finnische Peridineen“ Arch. f. Hydrobiologie Bd. 15 ausführlich beschrieben wird, so beschränke ich mich hier auf die Angabe der Hauptkennzeichen.



Peridiniopsis rotunda Leb.

Zelle kugelig, mit etwas zugespitzter Epivalva. Die an der linken Seite der Längsfurche befindliche Flügelleiste reicht nur bis etwas über die Hälfte zum antapicalen Pol, ihren Rand habe ich etwas gezackt gefunden. Querfurche kreisförmig. Große Pusule. Valven punktiert. Epivalva mit 6 pr + 1 r + 2 sap + 1 map. Die map ist auf der linken Seite gelegen und wird von der l s a p ganz umfaßt. Hypovalva mit 5 pst + 2 at.

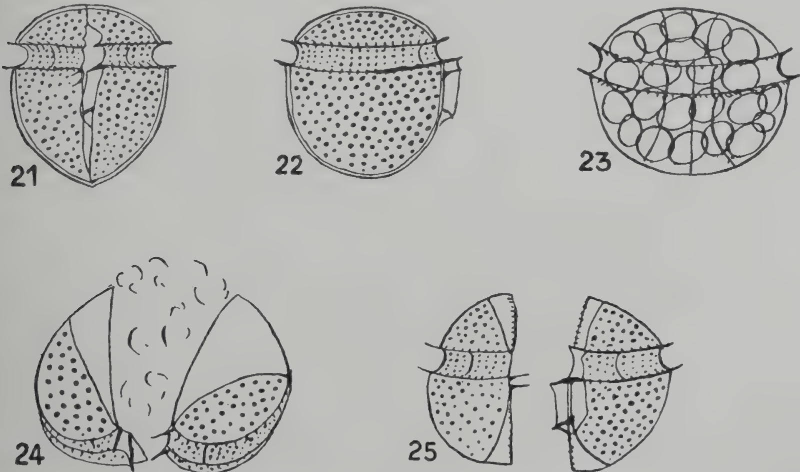
Bei der zusammenfassenden Besprechung der von ihr und anderen gefundenen verwandten Formen kommt Verf. zu einer Neuaufstellung der folgenden Gattung:

Genus *Entzia* Leb.

Zelle wie bei *Diplopsalis* gestaltet, nur mit mehr zugespitztem Apex versehen. Vier Apicalplatten, die dritte sehr klein. Eine große Dorsalplatte, die in zwei geteilt sein kann. Sieben Prääquatorialplatten. Hypovalva mit 5 Postäquatorialplatten und einer Antapicalplatte.

Nur eine Spezies bekannt, *Entzia acuta* (Entz), mit dem Charakter der Gattung. Es ist dies die bekannte Süßwasserform *Diplopsalis acuta* Entz, deren Täfelung im Arch. f. Naturgesch. 84 Jahrg. 1918 Abt. A. Heft 8 abgebildet ist. Da Lebour die Rautenplatte stets als Apicalplatte mitzählt, so ist es mir nicht klar, wie sie bei der Beschreibung der Gattung zu vier Apicalplatten kommt — es müssen wohl mindestens fünf sein, und wenn die dorsale Platte noch geteilt ist, sechs. Nach meinen Untersuchungen ist die dorsale Apicalplatte in der Regel geteilt; ich habe unter vielen Exemplaren nur etwa zwei mit ungeteilten dap gesehen.

Im zweiten Teile ihrer Arbeit bespricht Verf. *Exuviella perforata* Gran aus dem englischen Kanal, und im dritten Teile gibt sie die Beschreibung einer neuen Form:



Phalacroma pulchella Leb.

Phalacroma pulchella Leb.

Zelle nicht zusammengedrückt, in seitlicher Ansicht abgerundet. Linke Längsfurchenleiste reicht etwa halb bis zum antapicalen Pol. Valven mit kleinen Poroiden bedeckt, welche auch in der Querfurche sichtbar sind. Längsfurche von feinen Dornen begleitet. Zellinhalt farblos, gewöhnlich mit stark lichtbrechenden Körpern. Länge 0,021 bis 0,033 mm. Im Plymouth-Sund, Eddystone Grund, und in der Yealm-Mündung, selten.

Besprechungen.

Geitler, L.: Versuch einer Lösung des Heterocysten-Problems. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien Abt. I 130. Bd. 1921 p. 223—245, 1 Tafel.

Über die Natur und Funktion der unter den Blaualgen so weit verbreiteten Heterocysten (Grenzzellen) wurden verschiedene Ansichten geäußert. Die älteren Autoren, wie KÜTZING, sahen in ihnen Fortpflanzungsorgane, worauf der relativ komplizierte Bau hinzudeuten schien. Da aber keine Keimungsvorgänge beobachtet werden konnten, wurde diese Anschauung verlassen und man hielt sie entweder für degenerierte vegetative Zellen, die zur Lösung des Fadenverbandes dienen sollten, oder für Reservestoffbehälter. Gegen die erste Ansicht spricht — abgesehen davon, daß sie in vielen Fällen schon durch ihre Stellung (wie z. B. am Ende der *Nostoc*-Hormogonien) dieser Funktion nicht dienen können — ihr komplizierter Bau, der eine ganz andere Funktion erwarten läßt, ferner die Tatsache, daß degenerierende Zellen, die einen Zerfall des Fadens herbeiführen, in Gestalt der sog. Nekriden und Konkavzellen bei den Blaualgen realisiert sind; schließlich bleibt das häufige reihenweise Auftreten der Heterocysten von diesem Standpunkt aus unverständlich. — Gegen die zweite Annahme spricht der Umstand, daß der Inhalt der Heterocysten nicht nur bedeutend ärmer an Reservestoffen als der der Dauerzellen, sondern auch als der der vegetativen Zellen ist und daß eine Abgabe des Heterocysteninhaltes an benachbarte Zellen nicht einwandfrei nachzuweisen ist.

Die Lösung des Problems liegt in der Tatsache, daß die Heterocysten fähig sind auszukeimen. Relativ häufig kann man eine Ergrünung und Teilung des gelben Inhaltes beobachten (bei 9 der untersuchten 23 Arten festgestellt). In zwei Fällen wurde die Membran der Heterocyste gesprengt und die Keimlinge wuchsen zu normalen Zellfäden aus.

Im Einklang mit diesen Erscheinungen steht der Bau der Heterocysten. Die aus Pektinen bestehende Membran der vegetativen Zellen, aus denen sie entstehen, wird bei der Bildung der Heterocysten verdickt und an der Innenseite bildet sich eine Zelluloseschichte, so daß die reife Heterocystenmembran aus zwei Schichten aufgebaut erscheint. Die polaren

Tüpfel, durch die die Protoplasten der vegetativen Zellen miteinander verbunden sind, bleiben erhalten und sind infolge der starken Ausbildung der Membran besonders deutlich sichtbar. Bei der Keimung der Heterocyste wird die Zelluloseschicht, die offenbar als Reservestoff dient, aufgebraucht. Der Inhalt der reifen Heterocyste besitzt gelbe Färbung, was auf Schwund der Assimilationspigmente zurückzuführen ist, genau so wie bei den Dauerzellen. Cytologisch läßt sich nachweisen, daß der Inhalt nicht degeneriert ist, sondern daß lediglich ein Flüssigerwerden der geligen Plasten eintritt.

Nach diesen Befunden stellen sich die Heterocysten als rudimentäre Fortpflanzungsorgane dar, d. h. als Zellen, die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung ihre eigentliche Funktion der Fortpflanzung verloren haben, deren ursprüngliche Funktion sichaber an ihrem Bau und daran, daß sie unter Umständen in die alte Funktion zurückfallen können, erkennen läßt. Die Bedingungen, unter denen die Heterocysten auszukeimen vermögen, sind nicht ganz klargestellt. Es scheint, daß der Wechsel von ungünstigen mit optimalen Lebensbedingungen auf die Weiterentwicklung der Heterocysten fördernd einwirkt. (Autoreferat.)

Pascher, A.: Über das regionale Auftreten roter Organismen in Süßwasserseen. Bot. Arch. (Z. f. d. ges. Bot.) Bd. 3 p. 311.

Verf. berichtet über einige hochinteressante Beobachtungen, die er bei der Untersuchung der Algenflora in größeren Tiefen einiger Alpenseen und Seen Holsteins gemacht hat. Abgesehen von der Abnahme der in den oberflächlichen Schichten vorwiegenden Chlorophyceen an Art und Individuenzahl erfolgt mit zunehmender Tiefe ein immer häufigeres Auftreten mehr weniger rot gefärbter Formen aus den Gruppen der Spaltalgen und Flagellaten im weiteren Sinne, neben denen allerdings auch braun- und blaugefärbte Formen vorkommen. Besonders in den klaren Voralpenseen war diese Zone roter Formen in 6—12 m Tiefe gut entwickelt. Verf. mutmaßt hier wohl mit Recht eine Parallele zu der chromatischen regionalen Gliederung der Algenflora des Meeres; auch die rote Farbe der Tiefenformen in den untersuchten süßen Gewässern könnte sehr wohl eine Wirkung der komplementären chromatischen Adaptation sein, zumal das postmortale Austreten eines roten Farbstoffes aus *Rhodomonas* und rötlichen Peridineen für die Existenz von phykoerythrinartigen Begleitpigmenten in diesen Algen spricht und auch blaue wasserlösliche, dem Phykocyan ähnelnde Farbstoffe in blauen oder blaugrünen Formen verschiedener Flagellatenreihen nicht fehlen. So lägen hier im Wesen ganz ähnliche Verhältnisse wie bei Schizophyceen mit ihrem wechselnden Besitz an roten und blauen Pigmenten vor und wären damit auch die substanziellen Grundlagen für eine ähnliche Farbenwandlung wie bei den Spaltalgen gegeben, die besonders bei gewissen Gattungen (*Cryptomonas*, *Cryptochrysis*) in einer Polychromie ihren sichtbaren Ausdruck fänden. Freilich werden letzten Endes darüber Experimente zu entscheiden haben, zu denen die so anregenden Beobachtungen des Verf. nunmehr drängen.

K. Boresch.

Geitler, Lothar: Die Mikrophyten-Biocoenose der *Fontinalis*-Bestände des Lunzer Untersees und ihre Abhängigkeit vom Licht. Int. Rev. d. ges. Hybrobiol. u. Hydrogr. 1922 p. 683.

Einen genauer beschriebenen Spezialfall zu den mehr allgemein gehaltenen Beobachtungen, die den Inhalt der vorbesprochenen Abhandlung bilden, stellt die Arbeit GEITLER's dar. In den *Fontinalis*-Beständen des Lunzer Untersees in einer Tiefe von 8—12 m lebt eine Algenflora, die bei fast völligem Zurücktreten grüner Formen durch das Vorherrschen brauner, roter und blauer Formen gekennzeichnet ist: freischwimmende Flagellaten, darunter drei vom Verf. neu beschriebene Arten, die rote, in Kultur braunrot werdende *Rhodomonas rubra,* die blaue oder olivgrüne *Cryptomonas coerulea* und die olivgrün bis braun gefärbte *Cryptomonas pyrenoidifera.* Unter den auf *Fontinalis* epiphytisch lebenden Algen herrschen Diatomeen vor, es finden sich weiters da rosenrot bis leuchtend purpurrot gefärbte Spaltalgen mit scharf differenziertem Chromatoplasma, ferner oliv- bis blaugrün gefärbtes Batrachospermum moniliforme und nur vier sehr vereinzelt auftretende und kümmerlich wachsende Grünalgen. Daß außerdem noch zahlreiche Keime grüner Algenformen hier vorkommen und nur durch die in dieser Wassertiefe herrschenden Lichtverhältnisse in ihrer Entwicklung gehemmt sind, zeigten mit zentrifugiertem Material dieser Zone beimpfte und in diffusem Tageslicht aufgestellte Agarplatten. Auch in geringen Wassertiefen des Lunzer Untersees wachsende *Fontinalis*-Bestände beherbergen zahlreiche nur grün gefärbte Algen, von Diatomeen abgesehen. Wie PASCHER nimmt auch Verf. an, daß die roten und blauen Färbungen von *Rhodomonas* und *Chroomonas* durch Phykoerythrin bzw. Phykocyan verursacht sind, für die roten Schizophyceen kann dies als sicher angenommen werden. Die Ausbildung wasserlöslicher Begleitpigmente dürfte als Anpassung an die in der Tiefe von ca. 10 m herrschenden Lichtverhältnisse gedeutet werden; auch die als grünes Lichtfilter wirkenden *Fontinalis*-Blätter dürften ihren Anteil daran haben ähnlich wie die grünen Algenknäuel, in denen Ref. (diese Zeitschrift 1921 **44**, 52) das purpurrote *Phormidium luridum* var. *violacea* aufgefunden hat.

K. BORESCH.

Arnaudow, Nikola: Zur Morphologie und Biologie von *Zoophagus insidians* SOMMERSTORFF. Jahrbücher der Sofianer Univ. XV—XVI, 1918—19; bulgarisch.

In dieser Arbeit werden die Angaben von SOMMERSTORFF (Österr. bot. Zeitschr. LXI, 1911) über den von ihm entdeckten und zum erstenmal beschriebenen Pilz, der biologisch einen sehr interessanten Typus darstellt, bestätigt und weitere neue Beobachtungen an Objektträgerkulturen niedergelegt.

Das vegetative Mycel ist durch langgestreckte, monopodiale Hauptachsen ausgezeichnet, von dem charakteristische, normalerweise unverzweigte Kurzhyphen abzweigen. Außer dem dichten protoplasmatischen Inhalt ist an diesen Hyphen nichts Besonderes zu bemerken. Sie werden nun von einer Reihe von Tieren (Rotatorien, Gastrotrichen, Würmern) durch Berühren mit dem Mund zur Ausscheidung eines klebrigen, stark licht-

brechenden Stoffes veranlaßt und halten so diese Tiere fest. Der Verf. ist weiters ebenso wie SOMMERSTORFF der Ansicht, daß der Reiz von einer ganz besonderen Art sein muß, um eine Wirkung hervorzurufen. Denn Amöben werden nicht festgehalten. Klärung ist aber in diese Erscheinung vom Verf. infolge der Untersuchungsschwierigkeiten nicht gebracht worden.

Die mit einem festgehaltenen Tier versehenen Hyphen wachsen durch den Schlund in das Tier hinein und füllen als bedeutend dickere Schläuche das Innere aus. Die wesentlich dickeren Hyphen stellen ein ungeteiltes Zoosprangium dar. Aus ihm treten nach einer gewissen Zeit Protoplasmamassen durch einen kurzen Schlauch am Hinterende des Tieres ins Freie und zerfallen in 1—20 zweigeißelige Schwärmer, die nach einer kurzen Schwärmzeit zur Ruhe kommen. Darauf schlüpfen aus diesen Ruhestadien abermals zweigeißelige, auch sonst den ersten vollauf gleichende Schwärmer aus, die zu Sporen werden. Auch das Auskeimen dieser Sporen wurde vom Verf. beobachtet, nicht aber die Bildung des obenerwähnten, charakteristischen vegetativen Mycels.

Neben der Bildung von Sporen beobachtete der Verf. Abschnürungen von Teilen der Langhyphen (Gemmen), die ebenfalls zu dünnen Schläuchen auszuwachsen vermögen.

Geschlechtliche Fortpflanzung konnte nicht beobachtet werden. Aber nach den morphologischen und biologischen Eigentümlichkeiten ist — nach ARNAUDOW — dieser Pilz, wie schon SOMMERSTORFF vermutet hat, bei den Phycomyceten zwischen *Pythium* und *Saprolegnia* einzureihen.

CZURDA, Prag.

Arnaudow, Nikola: Ein neuer Rädertiere (Rotatoria) fangender Pilz. (*Sommerstorffia spinosa* nov. gen., nov. sp.) Flora 1923 Bd. 116 H. 1/2 p. 109—113).

Der hier als neues Genus und Spezies beschriebene Pilz gehört, biologisch betrachtet, dem gleichen Typus an wie *Zoophagus*.

Die keimende Spore gelangt nach ARNAUDOW beim Mund des Rotators in seinen Körper. Dann wird in der Mundgegend nach außen ein unseptiertes Mycel ausgebildet, das aus einer kleinen Anzahl dünner, sperrig abstehenden Hyphen besteht. Diese Hyphenenden sind im entwickelten Zustand in eine eigenartige Spitze ausgezogen und dicht mit Plasma gefüllt. An ihnen bleiben die Tiere haften. Der Verf. beobachtete bloß Rotatorien aus der Gattung *Monostyla*. (Ref. hat kurz nach dem Erscheinen der Publikation diesen Pilz in einer Rohkultur aufgefunden und vermag die vom Verf. gemachten Angaben zu bestätigen.) Hauptsächlich ist das genannte Rädertier anzutreffen, aber auch Gastrotriche und Cyprisarten. Das Haftenbleiben erfolgt wohl auch hier beim Anbeißen der Hyphenenden (Ref.). Im Tiere wächst die Fanghyphe zu einem Gewirr eines dickeren Schlauches heran. Dieser Teil stellt das Zoosporangium dar, aus dem cilienlose Sporen durch einen längeren Schlauch in der Schwanzgegend des Rotators ins Freie treten und um die Mündung hohlkugelartig angeordnet bleiben. Aus den Sporen schlüpfen zweizilige Schwärmer aus, die zu keimfähigen Sporen werden.

Die beobachteten Oogonien mit je einer Oospore gleichen morphologisch solchen von *Aphanomyces* und *Saprolegnia.* Ihre Entwicklung — Verf. vermutet Apandrie — und die Keimung der Oosporen wurde nicht beobachtet, so daß hier noch manches zu ergänzen bleibt.

CZURDA, Prag.

Sakamura, Tetsu: Über die Selbstvergiftung der Spirogyren im destillierten Wasser. The Botanical Magazine Tokyo Vol. XXXVI, 432, p. 133—153; 1922.

Das gelegentlich von Untersuchungen über Elektrolytwirkungen vom Verf. beobachtete Absterben der Spirogyren (entgegen den Angaben anderer Autoren) veranlaßte ihn, diese Erscheinung chemisch-physikalisch näher zu untersuchen.

Vorversuche legten ihm die Vermutung nahe, daß hierbei nicht die toxische Wirkung des sorgfältig bereiteten destillierten Wassers in Frage kommt, sondern Stoffwechselprodukte, die die Zellen nach außen ausscheiden. Die Untersuchung bestand darin, daß die für die Aufnahme der Fadenmassen bestimmten Wassermengen vor und nach dem Versuch hinsichtlich ihrer H-Ionenkonzentration mit Hilfe der Gaskettenmethode geprüft wurden.

Die Versuche ergaben

1. daß „Hungerpflanzen" (solche mit schmalen, stärkefreien Chromatophoren) in 12—24 Stunden im Dunkeln die Azidität etwas erniedrigen — z. B. pH 5,69 auf 6,13 (25° C) und nicht geschädigt werden —, dagegen „gesättigte Pflanzen" (solche mit breiten, stärkereichen Chromatophoren) sie unter sonst gleichen Umständen deutlich erhöhen — z. B. pH 5,47 auf 4,79 (21—19° C) — und dabei abnormal werden und sogar absterben; weiters, daß „gesättigte Pflanzen", die während des Versuches dem Licht ausgesetzt sind, in der Nacht künstlich beleuchtet, sich dann ebenso verhalten wie die verdunkelten „Hungerpflanzen".

2. Die Aziditätserhöhung ist das Primäre, nicht das Absterben.

3. Je höher die von den Fäden erzeugte H-Ionenkonzentration wird, desto intensiver wird das Material geschädigt. Die Grenzkonzentration liegt ungefähr bei pH 5, wie der Verf. aus gestellten H_3PO_4-Lösungen gefunden hat.

4. Die eventuell einzuwendende Hypotonie des Mediums verursacht offenbar nicht diese Schädigungen, da auch die mit dem Zellsaft isotonischen Traubenzuckerlösungen ein gleich starkes Absterben der Fäden zeigten.

5. Mit weiteren Versuchen glaubt der Verf. erwiesen zu haben, daß $CaCO_3$ das Vermögen besitzt, einerseits Puffer —, andererseits antagonistische Wirkung gegen H-Ionen zu entfalten.

Diese für die Kulturmethodik und Ernährungsphysiologie beachtenswerten Ergebnisse bedürfen trotz der klaren Versuchsergebnisse des Verf. einer genaueren Analyse. Ref., selbst seit längerer Zeit mit der Kultur von Conjugaten beschäftigt, hat hierbei den Eindruck gewonnen, daß man es bei diesen Organismen, insbesondere bei *Spirogyra* mit mehreren Fak-

toren zu tun hat, die in ihrer Bedeutung noch nicht erkannt sind und deshalb in der Deutung der jeweiligen Versuchsergebnisse keine Berücksichtigung erfahren. Diese wird man dafür verantwortlich machen müssen, wenn sich bei der Nachprüfung einzelner Versuche ein negatives Ergebnis einstellt. Das scheint auch hier vorzuliegen. Ref. fand beispielsweise, daß bei seinen Versuchen die Fäden im destillierten Wasser keine Schädigung, wohl aber eine solche im destillierten Wasser mit überschüssigem $CaCO_3$ erfahren haben. Übrigens auch andere Autoren bekamen keine Schädigung der Fäden im destillierten Wasser. Mit dieser Bemerkung sei bloß auf die Notwendigkeit einer eingehenderen Analyse hingewiesen.

Czurda, Prag.

(Leshaft-Institut für Wissenschaft zu St. Petersburg.)

Das Regenerationsproblem bei Protozoen.

Von
Boris Sokoloff.

(Hierzu Tafel 8 u. 9 und 15 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Im Laufe des jüngsten Jahrzehntes kehrte ich, trotz vielfacher Unterbrechungen, immer wieder zu meinen wissenschaftlichen Forschungen auf dem Gebiete der Regeneration zurück. Zu Beginn war es der Krieg, später die Revolution, die zu wiederholten Malen der Verwirklichung meines Vorhabens hinderlich in den Weg traten.

Dessenungeachtet nahm ich immer wieder die einem für mich so hoch interessanten Thema gewidmeten Versuche und Beobachtungen auf. Selbstredend können auch jetzt meine Untersuchungen weder als abgeschlossen, noch als erschöpfend gelten. Sind denn überhaupt in der experimentellen Biologie die Gebiete, wo die Antworten kategorisch und mit klarer Bestimmtheit lauten, zahlreich? Auch meine Versuche und Beobachtungen stellen nichts anderes vor als eine so sehr notwendige synthetische Arbeit, die im günstigsten Falle zur Aufstellung und Sicherung einer Arbeitshypothese führt, welcher dann in zwangsläufiger Weise weitere Versuche, neue Forschungen folgen.

Die biologische Literatur der drei letzten Dezennien beweist, daß die Kreise der gelehrten Forscher dem Problem der Regeneration bei den Tieren ihr besonderes Interesse zuwenden. Es werden Versuche an Repräsentanten verschiedener Klassen des Tierreichs angestellt. Es wird nach zahlreichen Richtungen und unter allen denkbaren Verhältnissen das Regenerationsvermögen der tierischen Organismen studiert, es werden Experimente ausgeführt, die ebenso zahlreich wie mannigfach sind. Unter diesen Arbeiten kommt den Untersuchungen über Regeneration bei Protozoen nur ein sehr bescheidener Platz zu. Sie sind gering an Zahl, unvollständig und unzulänglich.

Und dieser Umstand befremdet! Denn das Regenerationsproblem bei vielzelligen Organismen erscheint bereits seinem Wesen nach in unvermeidlicher Verquickung mit dem Momente der „Multiplizität“ der Ursachen. Wie exakt und interessant die Experimente Child's auch immer sein mögen, wie verlockend und einfach seine Theorie erscheinen mag, es werden sich wohl kaum welche unter den Biologen finden, die bereit sind, die Unfehlbarkeit dieser Theorien anzuerkennen. Entschieden vermag ein jeder von uns die von ihm beobachteten Tatsachen auf andere Weise zu deuten, andere Ursachen für ihr Zustandekommen ausfindig zu machen.

Insoweit als die Reduktion der Zahl dieser „multiplen Ursachen“ zur Aufgabe des experimentierenden Biologen wird, bieten die Protozoen ein geeignetes und größere Klarheit sicherndes Versuchsobjekt.

Diese Betrachtungen veranlaßten mich auch seinerzeit, die Protisten zum Gegenstande meiner wissenschaftlichen Forschungen zu erwählen. Ich war damals der Ansicht (auch gegenwärtig bin ich es noch), daß wir in dem Bestreben, mittels der Analyse der Lebensvorgänge und im besonderen durch die Analyse des Regenerationsvermögens der Organismen zur Lösung der fundamentalen biologischen

Probleme zu gelangen, in dem Bestreben, uns darüber, ob die Lehre von der Zweckmäßigkeit im Organismus anzuerkennen oder zu verwerfen sei, Klarheit zu verschaffen, ohne bei diesem Unternehmen in irgendeiner Weise auf metaphysische Bahnen zu geraten, uns gezwungen sehen, nach neuen Methoden für unsere Forschung zu fahnden.

Wie ich bereits darauf hingewiesen[1]), erscheint die Anwendung metaphysischer Methoden bei der Behandlung von Lebensproblemen (Driesch) für den wissenschaftlich forschenden Biologen durchaus unannehmbar. Der universelle Empirismus (Intuitivismus) wiederum bietet keine geeigneten Arbeitshypothesen und kann nicht die Grundlage konkreter Untersuchungen und synthetischer Beobachtungen darstellen. Wie zuvor, gegen Ende des verflossenen Jahrhunderts, steht auch heute noch das Streben zur Reduktion der „Multiplizität der Ursachen“ auf der wissenschaftlichen Tagesordnung. Dieser Umstand, es sei mir die Wiederholung gestattet, bewog mich auch zur Erforschung der Regeneration gerade bei den Protisten.

Hier wird es möglich, die bei vielzelligen Organismen so komplizierten Begleiterscheinungen der Regeneration in deduzierter Gestalt zu studieren und die Anzahl der unbekannten Größen, mit denen der zeitgenössische Biologe umzugehen gezwungen ist, bedeutend zu beschränken.

Kapitel I.

Geschichtliche Übersicht.

Die Gelehrten, die die Regeneration der Protisten erforschten, nehmen den Gegenstand von verschiedenen Gesichtspunkten aus in Angriff: Einfluß des Kernes, Verhalten kernhaltiger und kernloser Bruchstücke, Abhängigkeit von der Fortpflanzung, Grad des Regenerationsvermögens usw. — das alles sind einzelne Pfade und Etappen der Erforschung dieser Frage.

Wenn ich nun zur geschichtlichen Übersicht der einschlägigen Arbeiten schreite, muß ich von vornherein betonen: ich war bemüht, die gesamte dem Regenerationsproblem gewidmete Literatur zu sammeln, doch muß ich zugeben, daß vielleicht eine oder die andere

---

[1]) Boris Sokoloff: Ursächlichkeit und Zweckmäßigkeit. Mitteilungen des biologischen Laboratoriums. Petersburg 1913. (In russ. Sprache.)

Abhandlung, besonders vielleicht aus der Zahl der während des Krieges oder in der Nachkriegszeit veröffentlichten, außerhalb des Bereiches meines Gesichtskreises blieb. Es ist dies meine Schuld nicht, denn es war die mangelhafte Ausgestaltung des internationalen wissenschaftlichen Verkehrs, die es mir unmöglich machte, mir einen Einblick in sämtliche Zeitschriften zu verschaffen. Im voraus leiste ich vor den Autoren Abbitte der möglichen betrüblichen Lücken wegen.

A. Physiologische Regeneration.

Stein beschrieb als erster (1854, 1859, 1867) die physiologische Regeneration, die mit der Fortpflanzung einhergeht. Neubildung von Wimpern bei *Stylonychia*, „die zahlreicher sind als die ständigen und häufig weit entfernt von ihrem endgültigen Standorte auftreten". Die Wimpern betreffende Umbildungen stellte er gleichfalls bei *Euplodes charon* fest.

Der Autor bemerkt hinsichtlich der Gattungen *Stylonichia* und *Euplodon*: „ein ganz neues lokomotorisches System wird angelegt und das vorhandene unterdrückt" (p. 92). Ein entsprechender Vorgang kann bei *Vorticella microstoma* und während der Encystierung der *Epiclintes plicatilis* beobachtet werden, bei der die Wimperhülle zerfällt.

Engelmann (1862) wies darauf hin, daß *Euplodes charon* bei der Conjugation die alten Bauchwimpern verliert.

R. Hertwig (1877, 1899) gibt an, daß bei *Paramaecium aurelia* bei der Conjugation das Cytostom atrophiert und ein neues durch Abschnürung von dem alten entsteht. An der Stelle des alten Cystostoms bildet sich eine protoplasmatische Brücke, die die beiden conjugierenden Individuen verbindet und dem Übergange von Kernsubstanz von einem Individuum zum anderen dient.

Sterki (1878), dessen Untersuchungsobjekte *Stylonychia, Histrio* u. a. waren, beschrieb Veränderungen, die die Wimperdecke dieser Infusorien erleidet. Hierbei teilt er mit: „ob oder vielmehr in welcher Weise die Dorsalwimpern neu gebildet werden, darüber fehlen mir genaue Beobachtungen, denn .... ist a priori klar, da die Sprößlinge nachmals ebensoviele Wimpern besitzen wie die alten Tiere" (p. 53).

Brauer (1886) untersuchte den Bau und die Encystierung der *Bursaria truncatella* und beschrieb Veränderungen an der Wimperhülle dieses Infusoriums. Dabei ist seiner Ansicht nach die von ihm beobachtete „Vakuolisierung des Parenchyms die eine Folge,

die völlige Rückbildung des Peristoms mit allen seinen Teilen die nächste und wichtigste“ (p. 512).

MAUPAS (1886, 1889). Den Untersuchungen dieses Autors an *Euplotes patella* zufolge werden bei diesem Infusorium bei der Conjugation die neuen Wimpern etwas weiter ab von der Mittellinie angelegt, er bemerkt auch, daß die Cirrenanlagen durch eine spaltförmige Öffnung in der Pellicula hervortreten“. Er stellte gleichfalls hinsichtlich des nämlichen Infusoriums fest, daß bei der Bildung der Wimperhülle „die beiden Randcirren zwar zurückgebildet werden, jedoch nicht von neuen, sondern von den beiden alten der anderen Seite ersetzt werden“. Ebenfalls, daß „die neue adorale Zone auf dem Boden einer Peristomhöhle entsteht“.

BALBIANI (1890) betont anläßlich der physiologischen Regeneration bei *Stentor coeruleus*: „Le phénomène déterminé par l'âge et la régénération une ou plusieurs fois répetée du péristome, ou plutôt de cette partie du péristome qui avoisine la bouche elle même. Cette régénération en dehors de toute période de reproduction, ce qui la difference essentiellement de ces renouvellements d'organes qui accompagnent la division ou la conjugaison chez un grand nombre de Ciliés“ (p. 313).

Der Autor erforschte die mit diesem Phänomen verknüpften Vorgänge im Kern: .... „Les divers articles du noyau se rapprochent les uns des autres et se rassemblent vers le milieu du corps, puis ce fusionnent successivement entre eux, jusqu'à ne plus former qu'une seule masse dense, sphérique ou ovalaire. C'est à ce moment que le nouveau péristome commence a remonter vers le pôle anterieur du corps pour venir reconsituer le péristome ancien, en partie disparue“ (p. 316).

SCHUBERG (1890) erforschte *Euplotes patella* und *Stentor coeruleus*. Er liefert eine Beschreibung, die annähernd mit dem vom vorerwähnten Autor entworfenen Bilde übereinstimmt.

JOHNSON (1890) führte Untersuchungen an einer ganzen Reihe von Stentoren aus; an *Stentor igneus, S. igneus* var. *nigricans, S. pyriformis, S. roeselii, S. polymorphys* und *S. coeruleus.* Seine Ansicht lautet: .... „The regeneration of ciliary organs in the Oxytrichina is of especial interest. These organs, as is wellknown are highly differentiatet, occurring in form of cirri, spines etc. which are definite in number.“ .... „The point of chief interest in this connection is, that new cirri are formed, not alone for the posterior zoöid, but also for the anterior, where the old frontal and ventral cirri atrophy and are replaced by the new ones. In the posterior zoöid on the

other hand, the caudal cirri of the parent are replaced by the newly formed cirri. Just as in Stentor the newformation of a structure demands the atrophy of its preexisting homologue“ (p. 534).

Eberlein (1894) beschreibt die Neubildung der Peristomhöhle bei der Familie der Ophryoscolecidae.

Günter (1899) ergänzt die Studien der vorgenannten Autoren an *Ophryoscolex*, unter anderem weist er darauf hin, „daß die neue adorale Zone durch eine frühzeitige Einsenkung von außen gebildet wird“.

Wallenrgen (1894, 1897, 1899, 1900) bietet in einer Reihe von Arbeiten eine detaillierte Schilderung der Veränderungen, die sich an der Hülle der Infusorien während der physiologischen Regeneration vollziehen. Er studierte die *Euplotes harpa*, *Stylonychia mytilus*, *S. pustulata*, *Uronychia*, *Gastrostyla Sterkii*, *Licnophora*, *Urcelaria*, *Holosticha*, *Diophrys*, *Uroleptus*, *Onychodromus*. Das Ergebnis seiner umständlichen Nachforschungen faßt der Autor in einer Reihe von Thesen zusammen. So gibt er an, ... „daß bei der Querteilung der hypotrichen Infusorien das ganze Wimperkleid der beiden Sprößlinge, sowohl die kleinen starren Rücken und Randborsten als auch die großen Stirn- und Aftercirren erneuert werden. Ein genetischer Unterschied zwischen den Cilien und Borsten ist nicht vorhanden. Die neuen Wimpern wachsen aus dem Ectoplasma hervor durch die Pellicula, welche an der Anlagestelle resorbiert wird.“ „Das Peristom wird weit nach hinten verschoben und kommt zuletzt hinter die Teilungsebene zu liegen. Die neue Mundöffnung wird unabhängig von dem alten Peristom neu angelegt.“ — „Auf dem vorderen Sprößling bleibt das Peristom des mütterlichen Tieres gewöhnlich erhalten. Bei den meisten Hypotrichen wird es jedoch mehr oder weniger erneuert. Die Mundöffnung, der Ösophagus, die prä- und endorale Membran und die präoralen Cilien werden immer neu angelegt, nachdem die entsprechenden alten zurückgebildet worden sind.“ — „Das aborale Körperende, welches auf den unteren Sprößling übergeht, ist ebenfalls einem mehr oder weniger durchgreifenden Erneuerungsprozeß unterworfen.“

Der Autor gibt an, daß ein derartiger Erneuerungsprozeß nicht nur bei der Teilung, sondern auch bei der Conjugation und bei der Encystierung stattfindet. Weiterhin bestätigt Wallengren die von Balbiani und Johnson gemachte Beobachtung, daß die Mundöffnung und der Ösophagus auch unabhängig von diesen Prozessen erneuert werden können. Er verfolgte diesen Vorgang bei *Holosticha rubra*. Es decken sich also die Schlußfolgerungen dieser Autoren mit der Ansicht, die

Bütschli (1887, 1889) aussprach: „Die Erneuerung der Wimpergebilde der Hypotrichen ist eine Erscheinung, welche auch sonst im Leben derselben, z. B. im Gefolge der Conjugation auftritt. Erneuerung von Wimpergebilden findet auch bei der Encystierung statt. Hieraus geht hervor, daß den Ciliaten überhaupt die Fähigkeit zukommt, diese Organe gelegentlich zu ersetzen“ (p. 1569).

Prowazek (1904) beschreibt bei *Stylonychia mytilus*, die sich in ungünstigen Verhältnissen befanden, eine eigenartige Hyperregeneration, es kann zur Neubildung des Hinterpols des Infusoriums kommen, nachdem derselbe abgeschnürt wurde, zuweilen schreitet dieser Erneuerungsprozeß so energisch fort, daß es an Zeit zur Abstoßung der alten Stücke gebricht.

Przibram (1909) gibt in seiner „Regeneration“ eine kurze Übersicht der Arbeiten über die physiologische Regeneration bei den Protozoen.

Lund (1914—1917) berichtet in seiner der Morphogenese bei *Bursaria* gewidmeten Arbeit über Veränderung im Verlaufe der Encystierung und Teilung dieses Infusoriums und bestätigt die Beobachtungen der vorerwähnten Autoren.

So finden wir denn eine physiologische Regeneration, die in der Hauptsache die äußere Wimperhülle betrifft, vorwiegend bei den *Hypotricha* im Anschluß an die Teilung, Conjugation und Encystierung, doch auch gleichfalls als von diesen Vorgängen unabhängige Erscheinung.

B. Regeneration und Merotomie.

Bereits bei älteren Autoren sind vereinzelte Hinweise auf die Regenerationsfähigkeit der Protozoen anzutreffen: Ellis (1769), Quanzati (1797), Dujardin (1838), Ehrenberg (1838), Perty (1852), Claparède-Lachmann (1858), Dawson (1878)).

Als erster stellte Greef (1867) Experimente zum Studium der Regeneration bei Protozoen an. Er trennte mehrfach Exemplare von *Pelomyxa palustris*, auch von *Actinophrys (Actinosphaerium) Eichhorni*. Er gibt an: „Es kann also bei diesen Rhizopoden die Teilbarkeit eines Individuums in mehrere dem Muttertiere vollkommen ähnliche selbständige Junge konstatiert werden“ (p. 402).

Über Regeneration bei *Actinophrys Eichhorni* berichtet gleichfalls Brand (1872).

Haeckel (1868) wies darauf hin, daß Bruchstücke von *Myxastrum radians* wieder zu vollständigen Individuen regenerieren können.

Wrzesniowski (1870) beobachtete die Regeneration der *Stylonychia*

pustulata und *St. histris*, nachdem diesen durch den räuberischen *Dileptus gigas* Verstümmelungen beigebracht worden waren. Er konnte feststellen, daß .... „das Tier (*Stylonychia*) die abgebissenen Körperteile wieder ersetzen kann" (p. 508).

Eine ähnliche Regeneration im Gefolge von unter natürlichen Verhältnissen stattgehabten Verlusten von Körperteilen beschreibt Parker (1883) bei *Amphileptus*, Worcester (1884) bei *Stentor*, auch die dadurch bedingte Monstrenbildung, Brady (1883) bei *Orbitolites complanata*, Balkwille-Wrigth (1885) und Bateson (1894) bei Foraminiferen.

Balbiani (1887, 1888, 1891, 1893) berichtet in einer Reihe von Abhandlungen über seine Untersuchungen des Regenerationsvorganges bei den Protisten *Cyrtostomum leucas, Trachelius ovum, Prorodon niveus, Opalina ranarum, Stentor coeruleus, Dileptus anser, Spirochona gemmipara, Fabrea salina.*

Das hauptsächlichste und unbedingt erforderliche Element einer vollständigen Regeneration von Bruchstücken ist nach der Ansicht des Forschers das Vorhandensein von Kernfragmenten in denselben. So können kernhaltige Fragmente von *Stentor coeruleus* im Verlauf von 24 Stunden nach der Operation der Ablösung zu vollständigen Individuen regenerieren. Ein neues Peristom wird auf die nämliche Art wie bei der normalen Teilung angelegt. Neue kontraktile Vakuolen entstehen durch lokale Abschnürung aus dem excretorischen Kanalsystem. Der Kern vermehrt seine Substanz auf Kosten des Plasmas und gewinnt sein normales Aussehen nach der im Anschluß an die Regeneration sich vollziehenden Teilung des Tieres. Kernlose Bruchstücke vermögen wohl Nahrung aufzunehmen, gehen jedoch nach Ablauf von 24—48 Stunden zugrunde. Der Kern ist in sämtlichen Regenerationsstadien unentbehrlich und nicht allein als ursprünglicher Impuls. Kernlose Stücke vermögen nicht längere Zeit am Leben zu bleiben, da in ihnen eine Desorganisation eintritt.

Er stellt fest: „Les fonctions qui ne sont pas immediatement atteintes par l'absence du noyau sont:- le mouvement ciliaire, qui persiste, mais va en s'affaiblissant graduellement jusqu'a la mer." Kernhaltige und kernlose Stücke unterscheiden sich durch ihr Verhalten bezüglich des Teilungsprozesses voneinander. „Cette différence me semble démontrer que chez le merozoïte nuclée il se produit une véritable cicatrisation organique de la plaie, par sécretion d'une couche nouvelle de substance cuticulaire entre les bords de la solution de continuité, tandis que chez le mérozoite non nuclée la fermeture de celle-ci se fait par un simple accolement de ses

bords d'ou leur faible adhérence entre eux et leur séparation facile dans les conditions que nous venons de faire connaître" (p. 52—II).

Bei der Verfütterung von Alizarin-Sulfosäure erwies es sich, daß kernlose Bruchstücke wohl Nahrung aufnehmen, dieselbe jedoch nicht verdauen können. Die Lebensdauer von kernlosen Stücken von *Cyrtostomum leucas* betrug gewöhnlich 2 oder 3, selten 8 Tage. Das gleiche gilt auch für *Trachelius* und *Prorodon.* Nur einmal konnte der Autor beobachten, wie ein Hinterfragment, das des Kerns entbehrte, nach Verlauf von 34 Stunden Mund und Pharynx neu bildete. Der Nebenkern (Micronucleus) dagegen spielt bei der Wiederherstellung wie auch bei anderen Lebensprozessen überhaupt keine Rolle. Eine Bedeutung kommt ihm während der Conjugation zu. Die vollständige Regeneration beansprucht, den Untersuchungen Balbiani's zufolge, verschieden lange Zeit. So regenerierte der mit einem vielgliedrigen Kern ausgestattete *Dileptus anser* sehr rasch, in Stunden. *Loxodes rostrum,* der einen multiplen Kern besitzt, dagegen sehr langsam und bedarf dazu mindestens 4—5 Tage. Die marine *Fabrea salina* in gleicher Weise wie das im Süßwasser lebende *Paramaecium aurelia* regenerieren nur mit großer Mühe, nach mehrfachen Teilungen, wobei das Hinterende eher regeneriert als das Vorderende. Bei *P. bursaria* und bei *Colpidium* verläuft die Regeneration gleichfalls langsam und ist unvollständig, jedoch ist das Tempo ein schnelleres als bei *P. aurelia.* Der Kern polynucleärer Formen gewinnt nach vollständiger Regeneration die normale Gestalt wieder. Der Autor stellte bei *Stentor* eine Vorlagerung des Kernes fest, wenn jedoch die Bildung des neuen Peristoms vollendet ist, hat der Kern wiederum seinen früheren Platz inne. Die Masse des Kernfragments hat keinen Einfluß auf das Tempo der Regeneration. Der Ernährung bedarf es augenscheinlich zur Regeneration nicht, obgleich sie bei *Paramaecium aurelia* eine wesentliche Rolle spielt, ja unentbehrlich ist.

Bei der schmarotzenden *Opalina ranarum* gehen auch kernhaltige Stücke, ohne zu regenerieren, zugrunde. Das sich hierbei darbietende Bild zeugt von einer Desintegration solcher Bruchstücke. „C'est d'abord l'apparition de vacuoles plus ou moins nombreuses dans le plasma, parmi celles-ci une ou deux se distinguent souvent par leur plus grand volume. Elles peuvent siéger dans les points les plus divers du corps, le plus souvent dans la partie antérieur, mais elles se deplacent aussi et se retrouvent tantôt au milieu, tantôt dans la partie postérieure" (p. 52—II).

Moritz Nussbaum (1884, 1886) experimentierte mit *Gastrostyla.*

Auch er stellte fest, daß kernlose Stücke nicht regenerieren. Da er „bei der künstlichen Teilung von Oxytrichinen kernlose Stücke zwar bis zum zweiten Tage nach der Operation am Leben erhielt, eine Regeneration zum kernhaltigen und mit den verschiedenen Wimperorganen ausgestatteten Tier jedoch in der Zeit, wo dies bei kernhaltigen Teilstücken geschieht, nicht beobachtete", nimmt Nussbaum an, daß „zur Erhaltung der formgestaltenden Energie einer Zelle der Kern unentbehrlich sei (p. 511, II).

Bei kernhaltigen Stücken von *Gastrostyla* sind bereits nach 20 Minuten an der Schnittwunde neue Wimpern vorhanden, zu einem vollständigen Individuum regeneriert das kernhaltige Bruchstück im Laufe von 24 Stunden.

Bei kernlosen wird festgestellt: „Die Bewegungsfähigkeit ist nicht aufgehoben. Kernsubstanz und Wimpern werden aber niemals neu gebildet. . . . Ein Wachstum findet nicht statt" (p. 545).

Dieser Forscher vermochte eine Regeneration bei *Opalina ranarum* nicht festzustellen. Der Umstand findet seine Erklärung darin, daß „man die *Opalina* schwer außerhalb ihres Wirtes am Leben erhalten kann. Wenn es mir auch gelang, im Humor aqueus des Frosches die *Opalina* vor Verdunstung geschützt 2 Tage fortleben zu sehen, so gehen bei künstlicher Teilung die einzelnen Stücke selbst im Humor aqueus nach 2 Stunden zugrunde.

Die Versuche sind gemacht worden, als die natürliche Teilung im Gange war. Es gelang aber nicht, die Bedingungen aufzufinden, unter denen die operierten Tiere hätten am Leben erhalten werden könne" (p. 494).

Gruber A. (1883, 1885, 1886, 1893) untersuchte in einer Reihe von Arbeiten die Regenerationsvorgänge bei den Protozoen *Oxytricha fallax*, *Paramaecium putrinum*, *Stentor coeruleus*, *Clymacostomum*, *Spirostomum*, *Loxodes*, auch bei *Actinophrys sol* und bei Amöben. Als allgemein geltende Regel wird von dem Autor angenommen, daß der Kern zur Regeneration unentbehrlich sei. Doch soll es den Anschein gewinnen, als werde bei wiederholter Regeneration von dem Kern aus ins Plasma eine besondere Substanz ausgeschieden, da dann selbst kernlose Bruchstücke regenerationsfähig würden. Überhaupt kommt der Autor durch die Regenerationsversuche zu der Überzeugung: „Der Kern hat keinerlei Beziehnng zur Bewegung, Nahrungsaufnahme, Excretion und zum Wachstum, die sich im umgebenden Protoplasma abspielen, also zu all den physiologischen Leistungen des Zellkörpers, welche nicht mit der Fortpflanzung direkt zusammenhängen" (S. 426).

Der Autor machte interessante Beobachtungen an *Oxytricha*. „Es kamen mir viele Exemplare einer *Oxytricha* (*fallax*?) zu Gesicht, bei denen sowohl der Kern als auch die Tiere selbst im Zerfall begriffen waren, und es fanden sich bei ihnen mehrmals solche Zerfallstücke, welche wieder eine regelmäßige Gestalt angenommen hatten und munter umherschwammen, dabei aber, wie sich bei der Färbung herausstellte, keine Spur eines Kernes enthielten“ (p. 581—II).

Wenn zufällig in einem kernlosen Stücke ein Nucleolus sich vorfand, so hatte dieser Umstand bei *Paramaecium putrinum* durchaus keinen Einfluß auf die Regeneration. Kernlose, wohl aber nucleolushaltige Stücke verhielten sich vollständig in der gleichen Weise wie kernlose überhaupt: sie blieben einige Zeit am Leben, wuchsen selbst, wiesen jedoch nie Regenerationsanzeichen auf.

Gruber stellt vergleichende Betrachtungen über Regeneration bei Protisten und vielzelligen Organismen an und bemerkt: „Bei den Metazoen müssen wir im Regenerationsvorgang zugleich ein Wachstum, bei den Protozoen mehr einen Funktionswechsel, eine direkte Substitution anderer Elemente an Stelle der verlorenen erblicken. Im übrigen gleichen sich aber die Prozesse vollkommen“ (III).

Wallich bestätigt das Ergebnis der von Gruber an Amöben angestellten Versuche, er spricht die Ansicht aus, daß das Protoplasma untergeht, wenn der Kern beseitigt wird.

Verworn (1888, 1889, 1890, 1892, 1895) untersuchte eine große Anzahl von Protisten, indem er sein besonderes Augenmerk auf die Motilität der Bruchstücke richtete. Von ihm wurden untersucht: *Amoeba princeps, Pelomyxa palustris, Difflugia urceolata, Arcella vulgaris, Actinosphaerium Eichhorni, Lieberkühnia Wagneri, Polystomella crispa, Spirostomum amb.* u. *teres, Stentor coeruleus, Lacrymaria olor, Loxophyllum fasciola, L. rostrum, Epistylis plicatilis, Vorticella nebulifera, Carchesium polypinum, Stylonychia pustulata, Uroleptus musculus, Bursaria, Orbitalites* und die Radiolarie *Thalassicola*.

Die von dem Autor angestellten Untersuchungen über das Regenerationsvermögen bei *Difflugia urceolata* veranlassen ihn zu dem Schluß, „daß die eingebüßte Schale dieses Rhizopoden nicht wieder gebildet wird“.

„So glaube ich mit völliger Sicherheit, daß ein verletztes oder vollständig entferntes Gehäuse nicht regeneriert“ (p. 461—I).

„Die Regeneration der Schale bleibt aus, obwohl die Bruckstücke sich in einem guten Zustande befanden. An Bruchstücken von *Polystomella crispa* dagegen, welche den Kern enthielten, waren nach wenigen, in der Regel 3—6, Tagen die gezackte Bruchstelle in der

Weise wieder ausgebessert, daß sich das Protoplasma etwas über dieselbe rundlich hinauswölbte und an seiner Oberfläche eine Kalkschicht abgeschieden hatte. Diese Kalkschicht glich in ihrer Form der äußeren Wand der jüngsten Kammer eines unverletzten Protists und zeigte die typische Struktur der von vielen kleinen Löchern perforierten Polystomellenschale“ (p. 464—I). Der Autor pflichtet vollständig der Ansicht Gruber's bei und meint, „daß Regenerationen unter dem Einfluß des Kerns vor sich gehen und ohne denselben nicht zustande kommen können“. Währenddessen gehen Kerne zugrunde, selbst wenn sie ohne „Zentralkapsel“ ins Plasma transplantiert werden.

Die Untersuchung der Motilität der Bruchstücke festigt Verworn in der Überzeugung, daß „nach der Überwindung des Exzitationsstadiums Reize an kernlosen Teilstücken die gleichen Bewegungserscheinungen hervorrufen wie am unverletzten Protist“ (p. 188—III).

Speziell für *Difflugia urceolata* ergab die Beobachtung das Folgende: „Die größere oder geringere Vollkommenheit der Kontraktionserscheinungen nicht nur der kernlosen, sondern überhaupt aller Teilstücke für eine gewisse Reizstärke hängt ab von der Größe des Teilstückes in der Weise, daß, je kleiner das Teilstück ist, um so stärkere Reize angewendet werden müssen, und je größer dasselbe ist, um so schwächere Reize ausreichen, um vollkommene Kontraktion zu bewirken“ (p. 180—III).

Bruno Hofer (1890) stellte an *Amoeba proteus* Nachforschungen über die Abhängigkeit der Regenerationsvorgänge und Lebensfunktionen von dem Kerne an. Kernlose Teilstücke regenerierten nicht; nimmt man jedoch sehr kleine kernhaltige Bruchstücke, so erweisen auch diese sich regenerationsunfähig. Hofer untersuchte gegen 100 Bruchstücke von Amöben im Laufe von 2—10 Tagen. Während eines auf die Operation folgenden Zeitabschnittes (5—150 Minuten) ist ein Unterschied in dem Verhalten kernhaltiger und kernloser Stücke nicht zu bemerken, bald jedoch zeigen letztere das Bestreben, rundliche Gestalt anzunehmen. Weiterhin ist der Autor der Ansicht, „daß der Kern auf die Verdauungsfähigkeit des Protoplasmas insoweit von Einfluß ist, als es dem Protoplasma nur unter Mitwirkung des Kernes möglich ist, verdauende Sekrete zu produzieren“ (p. 169). Kernlose Stücke vermögen bis zu einer Dauer von 14 Tagen am Leben zu bleiben.

K. Johnson (1893) stellte merotomische Versuche am *Stentor coeruleus* an. Gelegentlich der Untersuchung über die Bedeutung und wechselseitige Abhängigkeit der verschiedenen Körperenden des

Protisten machte er folgende Beobachtung: „A Stentor was cut transversely at a point considerably nearer the posterior than the anterior end. A few hours later the Anlage of a new zone appeared on the anterior merozoön“ (p. 550).

Labbé (1894) wies auf die Autotomie der Geißel bei den zu den Sporozoa zählenden Halterideen hin.

P. Jensen (1895) betonte die Lebensfähigkeit kernloser Bruchstücke bei *Orbitelites.*

F. Lillie (1897) erforschte den Vorgang des Wiederaufbaues bei *Stentor polymorphus.* Seine Schlußfolgerungen lauten etwa: das Plasma ohne Kern sowie der Kern ohne Plasma vermögen nicht zu regenerieren. Zugleich sind dem Regenerationsvermögen überhaupt Grenzen gezogen, bei *St. polymorphus* wird diese Grenze ungefähr bei Bruchstücken, die $^1/_7$ des ursprünglichen Volumens betragen, erreicht.

Le Dantec (1897) experimentierte mit der *Gromia fluviatilis* und stellte fest, daß kernlose Stücke dieses Protisten noch im Verlaufe einiger Zeit nach der Operation Nahrung aufnehmen können. Auch stellte er durch Untersuchungen über die Regeneration des Micronucleus bei den Ciliaten fest, daß derselbe aus dem Macronucleus neugebildet wird.

Délage et Hérouard (1891) führen in ihrem Lehrbuch der Zoologie als Schlußfolgerung aus den Ergebnissen der Untersuchungen anderer Autoren über Regeneration an: „Le noyau et le cytoplasma ne sont pas autogonistes, ils ont des fonctions: Les unes différentes, les autres communes. Le plasma dirige les mouvements du corps, des cils, la préhension des aliments, l'évacuation des fèces, la contraction de la vésicule pulsatile, la division du corps dans la scission. Les fragments non nuclées sont, en effet, capables de tous ses actes. Mais le noyau est nécessaire pour la secrétion, la régénération et la division“ (p. 427).

J. Loeb (1899) erörtert in einer kleineren Arbeit die Ursache, weshalb kernlose Stücke nicht regenerieren. Nach der Ansicht des Autors ist es möglich, „daß der Kern nur für das Zustandekommen dsr Oxydationsvorgänge nötig sei. Mit dem Ausfallen des Kernes würde dann auch eine Hemmung oder Herabsetzung der Oxydationsvorgänge verknüpft sein. Das müßte genügend sein, um das Zustandekommen der Regeneration kernloser Stücke zu verhindern“ (p. 689).

T. Morgan (1901) unternahm Versuche an *Stentor coeruleus* und fand, daß die Grenzen der Regenerationsfähigkeit bei diesem Infusorium weitere sind, als die von Lillie für *S. polymorphus* angegebenen und

erst bei $^1/_{64}$ der ursprünglichen Größe erreicht werden. Von dem Hinterende wird ein neues, den Dimensionen desselben entsprechendes Peristom gebildet. An dem Vorderteile in der Umgebung des Peristoms beigebrachte Schnitte haben nur die Überlagerung mit den (regenerierten) eingebüßten Körperteilen zur Folge. Das Tempo der Regeneration ist verschieden. Der Mitte des Tierleibes entnommene Stücke vollenden die Regeneration im Laufe von 24 Stunden, vermittels einer schräg durch das Peristom geführten Querteilung erhaltene Stücke beanspruchen für den Prozeß des Wiederaufbaues 6—50 Stunden.

Léger et Duboscq (1902, 1904) schildern die Regeneration des Epimerits bei Gregarinen *Pyxinia möbuszi* und *Stylorhynchus longicollis* — das erste provisorische Epimerit wird von der Gregarine abgestoßen und darauf wächst ein neues, bleibendes heran.

S. Prowazek (1899, 1901, 1904, 1910, 1913) stellt Studien über Regeneration und Merotomie bei den Protozoen an und nimmt die allgemeinen Probleme der Formenbildung in Angriff. Als Untersuchungsobjekt dient ihm vorwiegend *Stentor coeruleus.* Jedoch führte er auch Experimente mit *Stylonychia mytilus* und *St. pustulata, Glaucoma scintillans* und *Pelomyxa* aus. Bezüglich *Glaucoma* gibt der Autor an: „Die kernlosen Stücke gingen stets nech einiger Zeit zugrunde, kleine Merozoiten starben nach 1 Stunde, ohne aber gleich einem Zerflitzungsvorgange des Plasmas anheimzufallen“ (p. 89—II).

Bei *Stentor* regenerierten Teilstücke, die große Mengen an Kernsubstanz, jedoch wenig Plasma enthielten, partiell, konnten aber nie die ursprüngliche Gestalt wiedergewinnen und gingen unter Vakuolenbildung zugrunde. Als allgemeine Regel für die Regeneration gilt: das Vorhandensein von ganz winzigen Kernfragmenten genügt für das Zustandekommen einer vollständigen Regeneration.

Der Kern erfährt in allen Fällen ohne Ausnahme eine Vergrößerung, die jedoch nur vorübergehend ist, da er „nach der Wiederherstellung der ursprünglichen Form aber wiederum meistens seine Masse reduziert und sich in eine konstantere, gerade passende Gleichgewichtsrelation zum Protoplasma setzt“ (p. 53—III).

In der Regel ist zur Wiederherstellung der Kern unentbehrlich, doch beschreibt der Autor eine Reihe von Fällen, wo kernlose Stücke regenerierten. Das kann z. B. bei wiederholter Regeneration vorkommen. Wurden jedoch die Tiere mehrfach verwundet und zur Regeneration gezwungen, so regenerierten in besonders günstigen Fällen auch die kernlosen Teilstücke (p. 57—III). Das Zustandekommen dieser Erscheinung wird nach Prowazek's Ansicht durch

das bei wiederholter Regeneration im Protoplasma auftauchende Chromatin bewirkt.

Weiterhin beschreibt der Autor vereinzelte Fälle von Regeneration aus Wärmekulturen entnommener Stentoren, wobei gleichfalls auch kernlose Teilstücke regenerierten.

In großer Anzahl ausgeführte Versuche verleihen dem Forscher die Überzeugung, „daß die formbestimmenden Mittel nicht oder genauer wesentlich nicht im Kern oder dem flüssigen Endoplasma, sondern hauptsächlich im Ectoplasma im weiteren Sinne des Wortes zu suchen sind“ (p. 58—I).

Hübner (1902) untersuchte eine Kolonie von *Volvox*: durchschnittene Mutterzellen gingen zugrunde, Tochterzelten blieben am Leben.

Stevens (1903): Das Untersuchungsmaterial lieferten *Stentor coeruleus*, *Licnophora* und *Boveria*. Kernlose, dem Vorderteile des Tieres entnommene *Stentor*-Bruchstücke bauen ihr Peristom wieder auf, während dem Hinterteile entstammende, ebenfalls kernlose Teilstücke ein neues nicht bilden. Wird von dem Peristom das aborale Ende abgetrennt, so entstehen neue Membranellen von der Schnittlinie aus. Bei hochdifferenzierten Infusorien, wie *Licnophora* und *Boveria*, ist die Regenerationsfähigkeit eine sehr begrenzte. Die Regeneration beschränkt sich auf ein neues Peristom, einen Teil des oralen Cilienbandes und ein sehr kleines Stück der Haftscheibe.

Martini (1905) bestätigt in bezug auf *Arcella* die von Verworn anderweitig gemachten Beobachtungen. „Bei dieser Sachlage ist natürlich eine Schalenbildung ausgeschlossen, wie Verworn dies 1888 bereits für *Difflugia* festgestellt hat. Im Einzelnen aber stimmen meine einschlägigen Beobachtungen an *Arcella* nicht mit den Vorgängen bei *Difflugia* überein, bei der nach Verworn eine Veränderung des Weichkörpers durch die Schalenverletzung nicht gesetzt wird (p. 574).

Penard (1902, 1905) untersuchte *Amoeba proteus* und *Difflugia*. Kernlose Fragmente der Amöben können 8 Tage lang am Leben bleiben, kernhaltige, auch wenn dieselben der Vakuolen entbehren, regenerieren schnell. Isolierte Kerne der *Difflugia* gehen im Laufe von 24 Stunden zugrunde. Kernlose Teilstücke dieses Wurzelfüßlers jedoch bewegten sich am Boden in ganz normaler Weise und konnten bis zu einer Dauer von 15 Tagen am Leben erhalten werden.

Fauré-Fremiet (1905, 1906) durchtrennte in mannigfacher Weise Exemplare von *Urostyla grandiis*. Das Vorderende war am nächsten Tage zu einem vollständigen Individuum wieder entwickelt, das ab-

getrennte Hinterende erst nach Ablauf von 2 Tagen. In einer weiteren Arbeit beschreibt der Autor ein von ihm beobachtetes Monstrum von *Stentor coeruleus.*

S. Kouschakewitsch (1907) schildert die Regeneration eines Epimerits von *Gregarina cuneata.* Der Autor bemerkt: „Es ist höchst wahrscheinlich, daß es sich dabei um eine Regeneration des Epimerits handelt. In der Tat konnte ich vollständige Serien von dem Neubildungsprozesse des Epimerits finden“ (p. 202). Augenscheinlich handelt es sich hier um einen Vorgang, der dem von Léger et Duboscq bei *Stylorhynchus* beschriebenen analog ist, und zwar um den Ersatz eines provisorischen Organs durch das bleibende, definitive.

C. A. Kofoid (1907) berichtet über kompensatorische Regeneration von Teilen des Exoskelets bei Dinoflagellata *Ceratium* (*tripos ?*) nach einer Autotomie — es werden 3 Hörner wieder gebildet.

S. Holmes (1907) fand, daß das Infusorium *Loxophyllum meleagris* ein wohl ausgeprägtes Regenerationsvermögen besitzt. Der Autor vergleicht sein Untersuchungsobjekt mit dem *Paramaecium* und sagt aus: „The behavior of the free swimming infusoria (Paramaecium) is more simple, than that of the creeping (Loxophyllum) or the permanently attached forms.“

L. Gregory (1908) kommt zu dem Schluß, das Infusorium *Tillina magna* sei mit relativ hoher Regenerationsfähigkeit ausgestattet.

M. Popoff (1902) stellte mit *Frontonia leucas* Versuche an zum Studium der Kernplasmarelation und erforschte den Einfluß der voraufgegangenen partiellen Abtragung von Plasma auf die nachfolgende Teilung des Infusoriums. Wird im Stadium des funktionellen Wachstums des Kernes ein Teil des Plasmas entfernt, so muß das Tier, um sich teilen zu können, durch neues Anwachsen des Protoplasmas die für die Teilung nötige Kernplasmaspannung erreichen. In allen diesen Fällen fand ich eine Verspätung der Teilung. Befindet sich der Kern jedoch bereits im Teilungsstadium, dann hat Entfernung eines Teiles des Plasmas keinen Einfluß mehr auf den Zeitpunkt der Teilung.

Margarete Zuelzer (1909) hatte die marine *Wagnerella borealis* zum Untersuchungsobjekt. Die Autorin trennte 18 Wagnerellen den Kopf ab und überzeugte sich, daß in sämtlichen 18 Fällen auch das Zentralkorn entfernt war. „Von diesen 18 Tieren starben 6 während der ersten Stunden nach der Operation, auch von den übrigen gingen im Laufe der nächsten 12 Stunden in der vorherbeschriebenen Weise noch 9 zugrunde. Bei den übriggebliebenen 3 war nach 12 Stunden

der Kopf gut ausgebildet. Bei näherer Betrachtung zeigten die neuen Köpfe wieder ein gut ausgebildetes Centralkorn" (p. 182).

Przibram (1909) gibt in seiner Experimentalzoologie eine kurze Übersicht der Arbeiten über Regeneration der Protisten (p. 5—12), das gleiche tut E. Doflein (1909) in seinem „Lehrbuch der Protozoenkunde" (p. 229—233) und Prowazek in der „Einführung in die Physiologie der Einzelligen".

Štolc (1909) untersuchte die *Amoeba proteus*. Kernlose Teilstücke der Amöbe konnten bis zu einer Dauer von 30 Tagen am Leben bleiben. Die Untersuchung von kernlosem Plasma bringt den Autor zu folgenden Schlüssen: „Das kernlose Plasma führt dieselben charakteristischen Bewegungen aus wie das kernhaltige Protoplasma. Das kernlose Plasma ist einer Atmungs- und Excretionsfähigkeit fähig. Das kernlose Plasma vermag Nahrung aufzunehmen und selbe zu verdauen. — Das kernlose Plarma ist einer Assimilation in der Richtung der Konstruktion des lebendigen Eiweißstoffes nicht fähig. Das vermag das Plasma nur unter Mitwirkung des Kernes" (p. 167—Y).

G. Calkins (1911) studierte die Regenerationsfähigkeit bei *Uronychia transfuga* in ihrer Abhängigkeit von dem Teilungsprozeß dieses Protisten. Wird das Infusorium alsbald nach der Teilung in Stücke geschnitten, so erweist sich sein Regenerationsvermögen mäßig. Bei während des Teilungsvorganges zertrennten Infusorien tritt gesteigerte Regenerationsfähigkeit an den Tag. Am besten regenerierten die Teilstücke, wenn die Operation am Infusorium unmittelbar nach dem Abschluß der Kondensation seines Macronucleus erfolgt. Die Versuche zeigen also, daß die Höhe des Regenerationsvermögens bei *Uronychia* von dem Teilungsvorgange beeinflußt wird, wobei die vegetative Periode eine Herabsetzung der Regenerationsenergie aufweist. Zur Regeneration von unmittelbar nach der Teilung operierten Stücken ist das Vorhandensein von beiden Elementen des Kernapparates (Macronucleus und Micronucleus) im Teil

Der Autor nimmt an, daß der Unterschied in der Regenerationsfähigkeit während und nach der Teilung durch den Übergang von Kernsubstanz in das Protoplasma zu erklären sei. Möglich ist die Existenz von Enzymen sui generis, die die Regeneration beeinflussen.

Eine weitere Arbeit des nämlichen Autors ist der Untersuchung verschiedener *Paramaecium*-Rassen hinsichtlich ihrer Regenerationsfähigkeit gewidmet. Verschiedene Rassen von *Paramaecium* besitzen ein verschiedenes Regenerationsvermögen. Häufig regenerieren 1—2 Proz. der untersuchten Infusorien. In seltenen Fällen steigt

der Prozentsatz bis auf 100 an. Es darf wohl kaum die Abhängigkeit der Zellteilung von der Regeneration angenommen werden. Zum Vollzuge der Teilung bedarf die Zelle durchaus keiner vollständigen Regeneration. Das verschiedene Verhalten der Tiere der Teilung gegenüber darf nach Ansicht dieses Autors nicht ausschließlich durch eine bestimmte Kernplasmarelation erklärt werden. In dieser Beziehung besteht zwischen Calkins und Popoff, der das Verhalten der *Frontonia* studierte, ein Gegensatz der Ansichten.

Fl. Peebles (1912) bestätigt vielfach die Untersuchungen Calkins'. Als Forschungsobjekt bediente sie sich des *Paramaecium caudatum*. Es besteht ein Unterschied in der Regeneration des Vorder- und des Hinterendes des Infusorienleibes. Wird ein *Paramaecium* so geschnitten, daß das Vorderende abgetragen erscheint, so wird Regeneration bei 34 Proz. der operierten Tiere beobachtet. Dabei vollzieht das Tier zuerst die Teilung und erreicht darauf seine normale Größe. Wird das Hinterende abgetragen, dann regenerieren bereits 64 von der Gesamtzahl der operierten Tiere und entwickeln sich zu normalen Individuen, die erst späterhin zur Teilung schreiten. Diese Tatsachen finden ihre Erklärung in der höheren Differenzierung des Vorderendes im Vergleich zum hinteren Ende des Infusorienleibes. Wird das *Paramaecium* schließlich gerade in der Mitte durchtrennt, dann geht es gewöhnlich zugrunde, da der Kern aus dem Plasma heraustritt. Gelingt es jedoch, die Operation derart auszuführen, daß der Kern im Plasma verbleibt, dann regenerieren die Stücke. Von dem Einfluß der Rasse und Individualität sagt Fl. Peebles folgendes: „The power of regeneration varies in different races, and in different individuals of the same race. It is the index of the condition of the cytoplasma.“ „The removal of a portion of the cytoplasm does not result in the production of smaller individuals. After several generations have been produced the normal size is regained“ (p. 170).

Ischikawa Hidetsurumaru (1912). Als Versuchsobjekte dienten diesem Autor die Infusorien: *Stentor coeruleus*, *Oxytricha fallax*, *Stylonychia mytilus*. Vor der Operation wurde eine schwache Narkose angewandt. Von großer Bedeutung für eine erfolgreiche Regeneration und die bei jedem der untersuchten Infusorien auf eigentümliche Weise erfolgende Wundheilung ist die Oberflächenschicht. „Die *Oxytricha* hat eine relativ weiche. Die Oberfläche der *Stylonychia* ist am Körperende expansiv elastisch gespannt. Bei dem *Stentor* wieder spielen die Myonellen eine Rolle.“

Ischikawa gibt gleichfalls die Möglichkeit zu, daß auch kern-

lose Stücke bei wiederholter Regeneration regenerieren. „Werden Stentoren mehrfach verwundet und zur Regeneration gezwungen, so können in besonders günstigen Fällen auch die kernlosen Teilstücke regenerieren. Auch bei sich teilenden oder bei einer Wärmekultur entstammenden Stentoren hat man diese Fähigkeit festgestellt.“ Während des Teilungsprozesses ist die Regeneration verzögert.

Grosse-Allermann (1912) operierte mit *Amoeba terricola* und *Amoeba proteus.* Das Verhalten der Amöben zu den beigebrachten Schnittwunden gegenüber ist ein verschiedenes und wird durch die Eigenschaften der Pellicula bedingt. Es ist dabei „die Dauer einer Wundheilung ist je nach der Größe der Verletzung und der Lebensenergie sehr verschieden und verhältnismäßig lang. Bis zum vollständigen Verschwinden des Kanals vergehen mehrere, nicht selten bis zu 12 Stunden“ (p. 243). Ein Unterschied zwischen *Amoeba terricola* und *Amoeba proteus* tritt auch in dem Verhalten kernloser Stücke zutage. Bei *Amoeba proteus* „ist schon wenige Minuten nach dem operativen Eingriff ein großer Unterschied im Verhalten der beiden Teilstücke zu erkennen. Während der kernhaltige Teil seine Bewegungsfähigkeit ganz wie die normale Amöbe beibehält, kugelt sich der kernlose ab und seine Bewegung geht ganz schwach, rotierend, unregelmäßig, ruckweise und unzweckmäßig vonstatten. Ein solcher tiefgehender Unterschied ist dagegen bei *Amoeba terricola* nicht zu beobachten“ (p. 244).

Kernhaltige und kernlose Stücke dieser *Amoeba* lebten bis zu 20—25 Tagen.

Karl Gruber (1913) studierte die Regeneration bei *Amoeba proteus.* Er bestätigt, daß in der Regel kernlose Stücke nicht regenerieren. Jedoch „Neubildung und Tätigkeit der pulsierenden Vakuole sowie die Excretion erfolgen auch in kernlosen Teilstücken“ (p. 345). Die Lebensdauer kernloser Teilstücke beträgt bis zu 14 Tagen. Der Autor nimmt an, daß dem Kern eine Bedeutung für die Bewegung zukommt. Nach der Operation erleidet das Tier gewisse Alterationen. Vor allem weisen „die Kerne der operierten Tiere gegenüber denen der unoperierten starke Unregelmäßigkeiten auf“, weiterhin nimmt er an Größe ab. 3 Tage nach der Operation an Amoeben ausgeführte Messungen ergaben „eine deutliche einwandfreie Kernverkleinerung“ (p. 366).

J. Dembowsky (1913) stellte eine Reihe umständlicher Versuche an Gregarinen an. Sein Material bildeten *Stenophora* und *Nina gracilis.*

Da die Gregarinen als schmarotzende Form nicht lange außerhalb ihres Wirtes am Leben erhalten werden können, vermochte

der Autor keine Untersuchungen über das Wiederbildungsvermögen bei seinen Objekten anzustellen, so daß „von Regeneration nicht die Rede sein kann“ (p. 2). Die Gregarinen wurden an verschiedenen Stellen zertrennt und die Bewegung der Teilstücke verfolgt, namentlich der Einfluß des Kernes auf die Bewegung studiert. Das Ergebnis dieser Studien lautet: „in dem Körper der Gregarinen sind keinerlei kinetische Zentren vorhanden,“ „der Kern übt eine sehr geringe Wirkung auf die Bewegung aus, welche dazu noch leicht von anderen Faktoren maskiert wird“ (p. 12).

R. LEWIN (1910, 1914). Die Versuchsobjekte dieses Autors waren *Paramaecium caudatum* und *Stylonychia*, das Ziel seiner Untersuchungen, der Nachweis der Abhängigkeit der Regeneration von dem Micronucleus. Häufig wurde Regeneration bei gleichzeitiger Teilung des Micronucleus beobachtet. Der letztere besitzt keinen Einfluß auf die Regenerationsvorgänge, doch dürften wohl gewisse Wechselbeziehungen mit dem Plasma bestehen: „Just as infusoria in a culture fluid influence it and it them.“ Der Autor hatte Gelegenheit, bei *Stylonychia* abnorme Teilung des Micronucleus während der nach einer Operation eingetretenen Regeneration zu beobachten.

J. H. HEWITT (1914) kontrollierte die Beobachtungen des vorerwähnten Autors an *Pleurotricha* und vermochte eine abnorme Vermehrung des Micronucleus bei regenerierenden Individuen nicht festzustellen. Nach der Ansicht dieses Autors können Individuen mit mehr oder weniger die Norm überschreitender Zahl von Micronuclei ebenso gut spontan in Kulturen auftreten, als auch aus regenerierenden Bruchstücken sich entwickeln.

BORIS SOKOLOFF (1913, 1914, 1915, 1920, 1921) stellte Untersuchungen an einer Reihe von Infusorien: an *Dileptus anser*, *Spiristomum amb.*, *Bursaria truncatella* an. Der Autor forschte nach den Grenzen der Regenerationsfähigkeit bei diesen Infusorien, die Beeinflussung dieser Grenzen durch Salze und Alkalien, in gleicher Weise die Wirkung des Hungers. Sehr kleine, wenn auch kernhaltige Bruchstücke sind regenerationsunfähig. Hunger wiederum stimuliert anfangs während der ersten Hungertage die Regeneration, späterhin wirkt er beeinträchtigend auf die Lebenstätigkeit der Zelle. Die Untersuchung der Regenerationsvorgänge bei den Infusorien veranlaßt den Autor zur Aufstellung der These: „on peut considérer tout infusoire, comme un système harmonique équipotential à pouvoir régulateur primaire simplifié“ ... und zu der weiteren: „la faculté de se régénérer se manifeste toujours avec la même intensité, ce qui veut dire, que la potentialité total est constante“ (p. 300—II).

Andererseits bestimmen die Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Kern und Plasma in operierten Bruchstücken den Autor zu dem Satze: „La Kernplasmarelation est un des facteurs des plus importants pour la vitalité des organismes“ (p. 101—XI).

Diese Übersicht der Arbeiten über Regeneration und Merotomie bei Protozoen gestattet uns einige zusammenfassende Sätze aufzustellen.

Es kann als allgemeine Regel gelten, daß alle Protozoen Regenerationsfähigkeit besitzen, jedoch ist diese bei den einen in höherem Maße ausgeprägt und offenbart sich intensiver, bei anderen erscheint sie maskiert. Namentlich stößt die Bewertung der Regenerationsfähigkeit bei schmarotzenden Protisten auf Schwierigkeiten, da es unmöglich ist, für sie günstige Lebensbedingungen zu schaffen.

Die Unentbehrlichkeit des Macronucleus für die Regeneration erhellt aus sämtlichen zahlreichen Untersuchungen. Dennoch erweist es sich, daß mitunter, in Ausnahmefällen, vorwiegend bei wiederholten Regenerationen, auch kernlose Teilstücke zum Wiederaufbau befähigt erscheinen, hierbei ist eine durch Kernsäfte vermittelte Einwirkung des Kernes auf das Plasma nicht ausgeschlossen. Kernlose Teilstücke sind, wenn auch regenerationsunfähig, doch relativ lebenstätig und vermögen ihre physiologischen Funktionen zu manifestieren.

Das Fortpflanzungsstadium, Teilung und Conjugation üben auf den Regenerationsvorgang einen gewissen Einfluß aus. Nach vollzogener Teilung erscheint die Regenerationsfähigkeit herabgesetzt.

Der Micronucleus ist bei der Regeneration entbehrlich, er selbst wird aus dem Macronucleus wiederhergestellt.

Bei manchen Protisten ist eine Abhängigkeit der Regenerationsfähigkeit von der Körperstelle, an der das operierte Teilstück entnommen wurde, feststellbar.

Von manchen Autoren wird der Pellicula eine ausschlaggebende Bedeutung für den Regenerationsvorgang beigelegt.

Augenscheinlich spielt bei dem Prozesse des Wiederaufbaues die in den operierten Teilstücken bestehende Kernplasmarelation eine große Rolle.

Kapitel II.

Die Regenerationsfähigkeit bei Protozoen.

Besitzen alle Protozoen die Fähigkeit, abgetrennte Teile ihres Leibes zu regenerieren? Aus dem geschichtlichen Überblick ver-

mochten wir zu ersehen, daß eine ganze Protistengruppe besteht, deren Regenerationsfähigkeit angezweifelt wird, während bei anderen Protozoen diese Fähigkeit in einem oder dem anderen Grade ausgeprägt ist. Jene Protistengruppe bilden die Schmarotzer. Isolierte Angaben einzelner Autoren dürften vielleicht doch zu der Annahme bewegen, daß auch hier Regeneration möglich sei. So schildert Koutschakewitsch die Regeneration eines Epimerits bei *Gregarina cuneata*, Labbé die Autonomie der Geißel bei den zu den Sporozoen zählenden Halterideen und Léger-Duboscq die Wiederherstellung eines Epimerits bei den Gregarinen *Pyxinia Moebuszi* und *Stylorhynchus longus*.

Andererseits sind auch negative Befunde vorhanden: Dembowsky stellte an der Hand seiner Motilitätsuntersuchungen an abgetrennten Teilstücken der Gregarinen *Stenophora juli* und *Nina gracilis* fest, daß die Teilstücke rasch zugrunde gehen und von Regeneration nicht die Rede sein kann. Nussbaum, der an *Opalina ranarum* experimentierte, überzeugte sich, daß Teilstücke dieses Infusoriums bald sterben.

Damit wären auch alle einschlägigen Angaben erschöpft.

A priori erscheint der Gedanke, daß auch die schmarotzenden Protisten mit dem Regenerationsvermögen ausgestattet sein müssen, vollkommen berechtigt. Hierbei ist die Voraussetzung möglich und logisch durchaus annehmbar, daß bei diesen Tieren die Fähigkeit, Eingebüßtes wieder zu ersetzen, relativ gering und maskiert sei. Einer diesbezüglichen Untersuchung stellen sich Hemmnisse in den Weg, die durch den schleunigen Untergang der parasitierenden Protisten außerhalb des Wirtes bedingt werden. Ich darf nicht behaupten, daß diese Schwierigkeiten von mir vollkommen überwunden wurden, doch ermöglichen die von mir in verschiedenen Medien angestellten Versuche eine präzisere Beantwortung der Frage, ob den schmarotzenden Protisten ein Regenerationsvermögen eigentümlich ist.

Das Untersuchungsmaterial stellten mir vier Protisten: zwei See- und zwei Landtiere. Es waren die Infusorien *Opalina ranarum* aus der *Rana esculenta*, *Anoplophrya filum* aus *Enchytraeus albidus* und die Gregarinen *Stenophora juli* aus *Julus terrestris* und *Gregarina salpae* aus *Salpa maxima*.

In meiner Arbeit[1]) berichtete ich über die Lebensdauer von Opalinen in NaCl und $CaCl_2$-Lösungen von verschiedener Konzen-

[1]) Boris Sokoloff: Ionenneutralisation. Mitteil. d. biol. Laboratoriums Leshaft zu St. Petersburg 1912 (russisch).

tration. In 1 proz. NaCl gehen diese Infusorien bereits nach einigen Stunden, im Mittel nach 5—8 Stunden zugrunde. Nimmt man aber eine schwächere, z. B. 0,1 proz. Chlornatriumlösung, so vermag die *Opalina* schon bereits 40—42 Stunden darin zu leben. Als günstigste Konzentration des Chlornatriums erweist sich für diese Tiere gerade die 0,1 proz. Lösung. Ein Zusatz von Chlorkalzium zu dieser Lösung bewirkt eine Verlängerung der Lebensdauer der *Opalina*, so daß in einer Mischung von 20 Teilen einer 0,1 proz. NaCl und 1 Teil einer 0,1 proz. $CaCl_2$-Lösung das Infusorium bereits bis zu 60—70 Stunden am Leben erhalten werden kann. Wie aus diesen Zahlen zu ersehen ist, wird durch unser Verfahren eine Lebensdauer des Infusoriums erzielt, die das Stadium der Regeneration, falls eine solche statthat, durchaus ermöglicht.

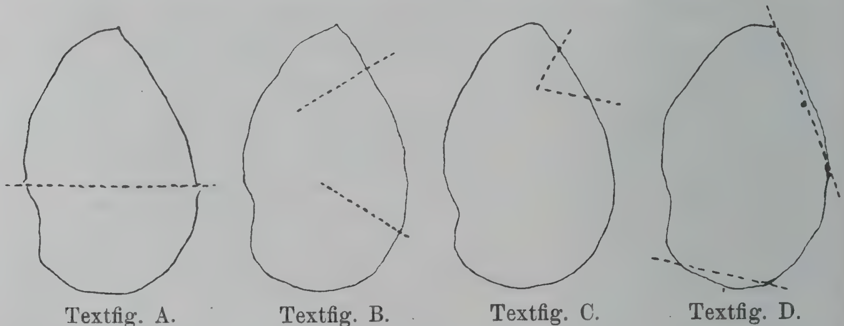
Das Verfahren war folgendes: ein Infusorium wurde isoliert, sorgfältig in physiologischer Kochsalzlösung abgespült, darauf in die zu erprobende Lösung gebracht und operiert.

In 1 proz. NaCl gingen die abgetrennten Teilstücke der *Opalina* sehr bald unter. Teilstücke einer halbierten *Opalina* bereits nach 10—40 Minuten. Dabei entleerte sich das Plasma aus dem Tierleibe und erfolgte ein eigentümlicher Zerfall der Zelle. Ein Zusatz von Chlorkalzium zu der Lösung (in einem Verhältnis von $^1/_{20}$ und $^1/_{50}$ des Volumens) verminderte bis zu einem gewissen Grade die Neigung der Zelle zum Zerfall und beseitigte auch die Entleerung des Plasmas, hatte jedoch keinen Einfluß auf die Lebensfähigkeit der Teilstücke; dieselben gingen ebenso schnell zugrunde.

Wie bedeutend die Rolle, welche bei dem Zustandekommen der erwähnten Erscheinung die Verletzung der Hülle des Tieres und die damit verknüpfte Alteration der Diffusions- und Osmoseprozesse spielen, veranschaulichen die nachfolgenden Versuche. Einer *Opalina* werden eine oder zwei tiefe Schnittwunden beigebracht. Sehr bald stellt sich an der Stelle der Verletzung Nekrobiose des Plasmas ein, die Wunde heilt überhaupt nicht und der Vorgang der Auflösung des Tierleibes erfolgt mit der gleichen Geschwindigkeit wie bei der Zertrennung in einzelne Stücke. In diesem Falle ist der Zusatz von Chlorkalzium in demselben Volumverhältnis von einigem Einfluß: die Wunde zeigt, besonders wenn sie nicht sehr tief ist, einige Tendenz zur Heilung, dennoch vollzieht sich der Heilungsprozeß nicht und das Tier geht noch im Laufe der ersten Stunde zugrunde. Der Vorgang des Absterbens bietet bei *Opalina* stets das charakteristische Bild einer ausgeprägten Nekrobiose des Plasmas mit in der Regel eintretenden Entleerung desselben nach außen.

Es kann also von einer Regeneration in 1 proz. NaCl nicht die Rede sein, die Lebenstätigkeit erweist sich herabgesetzt und bei der Operation gesetzte Wunden vermögen nicht auszuheilen.

Das Ergebnis ist minder negativ, wenn ein für die *Opalina* günstigeres Medium von geringerem osmotischen Druck, also etwa 0,2 proz. oder 0,1 proz. Chlornatriumlösung verwendet wird. Zwar gehen auch in dieser Lösung die in Stücke geschnittenen Infusorien (Textfig. A) nach 1—4 Stunden unter und sind Regenerationszeichen an denselben nicht festzustellen. Es kommt wiederum zur Nekrobiose des Plasmas und zu seinem Zerfall, zum Austritt der Kerne usw. Wenn man jedoch die Operation derart ausführte, daß nur ein unbeträchtlicher Teil des Leibes entfernt wurde und hauptsächlich darauf achtete, daß die Wundfläche möglichst klein geriet (Textfig. B), so war mitunter die Verheilung der Wunde und Wiederherstellung der abgetragenen Partie zu beobachten. Die Regeneration verlief besonders erfolgreich, wenn der Chlornatriumlösung ein geringes Quantum Chlorkalzium zugesetzt wurde. Die Eigenschaft des letzteren, die schädliche Wirkung des Natriums aufzuheben, erwies sich offenbar von günstigem Einfluß auf den Regenerationsvorgang.



Textfig. A. Textfig. B. Textfig. C. Textfig. D.

Die an den Opalinen ausgeführten Operationen gestaltete ich möglichst mannigfach, um zu ergründen, ob die Dimensionen der Schnittfläche die Regeneration beeinflussen. Wurden dünne, jedoch lange Ectoplasmastücke unter möglichster Schonung der Innenschicht des Tieres abgetrennt (Textfig. D), so blieb die Regeneration aus. Am glattesten regenerierten Opalinen, an denen die auf Textfig. C dargestellte Operation ausgeführt worden war.

Fand nun tatsächlich Regeneration statt, konnte eine etwa stattgehabte als vollständig erachtet werden? Einige Stunden nach der Operation erschienen an der Schnittstelle Wimpern, doch waren dieselben spärlich, unregelmäßig in Anordnung und Gestalt und zeugten

davon, daß die Regeneration unvollständig geblieben war. Das Infusorium zeigte keinen Unterschied im Verhalten, ob ihm nun Schnittwunden an seinem vorderen oder hinteren Ende oder seitliche beigebracht wurden. Es konnte auch nicht der geringste Hinweis auf eine Lokalisation der Regenerationsfähigkeit bei *Opalina* festgestellt werden.

Interessante Vorgänge konnten an den Kernen operierter Opalinen verfolgt werden. Jedoch nur an Kernen, die nahe der Operationsstelle lagen. Die einzelnen Kerne nähern sich einander, so daß es den Eindruck macht, als verschmölzen sie miteinander, und nehmen unregelmäßige geschlungene Gestalt an (Taf. 8 Fig. 1). Nach Ablauf von einigen Stunden (10—12) nach der Operation treten in der Gegend der unvollständig verheilten Schnittwunde die ersten Desintegrationsanzeichen auf. Im Plasma entstehen Vakuolen. Vakuolenbildung breitet sich über den gesamten Tierleib aus und das letztere geht bedeutend früher als nichtoperierte Opalinen zugrunde (Taf. 8 Fig. 2). An dieser Stelle muß ich auf folgendes hinweisen: Von verschiedenen Wirten stammende Opalinen zeigen ein verschiedenes Verhalten der Operation gegenüber. Wiederholt stieß ich auf Opalinen, die an der unbedeutendsten Schnittwunde zugrunde gingen.

Es dürfte dieser Umstand vielleicht durch die Art der Nahrung, die sich den betreffenden Schmarotzern im Leibe des Wirtes geboten hatte, bedingt sein.

Meine an *Opalina ranarum* angestellten Versuche überzeugen mich also davon, daß dieses Infusorium Regenerationsfähigkeit besitzt, die jedoch nicht stark ausgeprägt ist. Die ungünstigen Lebensbedingungen, in die dieser Schmarotzer während des Experimentes gerät, stellen ein weiteres Hindernis für die Manifestierung seines Regenerationsvermögens. Die beobachteten Regenerationsvorgänge waren unvollständig.

B. *Anoplophrya filum.*

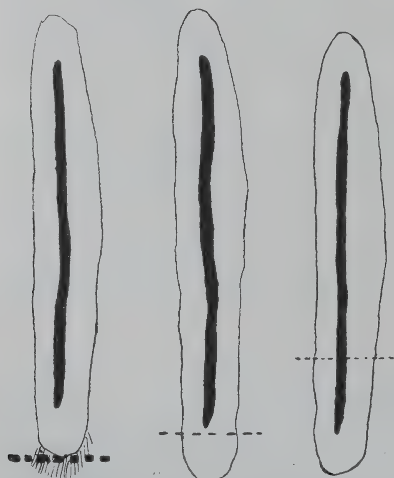
Auf der biologischen Station zu Sewastopol konnte ich unter den mir zugestellten Oligochäten *Enchytreus albidus* ein hochgradig mit Infusorien infiziertes Exemplar antreffen. Die Infusorien schmarotzten in dem Darme des Wurmes und kamen den von Claparède [1]) und Vejdowsky [2]) im Darme von *Enchytreus galba* und *Enchytreus gegemon*

[1]) Claparède, F.: Recherches sur les Annélides etc. observès dans les Hébrides. Mem. Soc. Phys. d'histoire Nat. Géneve 1860 T. 16 p. 154.

[2]) Vejdowsky, F.: Monographie der Enchytraeïden. Prague 1879. p. 16—17.

vorgefundenen und beschriebenen Infusorien sehr nahe. Dieses von Schewiakoff[1]) unter dem Namen *Opalina filum* der *Anoplophrya* einverleibte Infusorium beschreibt Vejdowsky (p. 15 u. 16) folgendermaßen: „*Opalina filum* erreicht 0,5—0,9 mm Länge und ist mit bloßem Auge erkennbar. Das Tier ist dünn, rund, vorn abgerundet, hinten allmählich sich verjüngend. Die Wimpern sind sehr lang, starr, bewegen sich sehr lebhaft. Die lebende Opaline ist äußerst durchsichtig, so daß sie in ihrem Innern außer den glänzenden an einer Seite in einer Längsweite befindliche kontraktile Vakuolen. ... Ein dünner und langer, am vorderen Ende gebogener und bis zum hinteren Körperende hinziehender Nucleus.“ Die Vakuolenzahl betrug bei dem von mir untersuchten Infusorium 25—28, wobei die äußerste, dem Hinterende nächste die übrigen an Größe etwas übertraf. Dieses Infusorium erwies sich für Regenerationsversuche sehr geeignet. Es war sehr leicht in verdünntem Seewasser am Leben zu erhalten, weiterhin ermöglichten seine trägen Bewegungen ein leichtes Experimentieren.

Werden nun diesem Tiere mit äußerster Sorgfalt, unter vollständiger Schonung oder nur geringfügiger Verletzung des Leibes die hinteren Wimpern, wie Textfigur E es darstellt, abgeschnitten, so erfolgt schnelle und vollständige Regeneration derselben. Nach Ablauf von 1—2 Stunden sind die hinteren Wimpern in der früheren Länge wieder herangewachsen.



Textfig. E. Textfig. F. Textfig. G.

Trifft der Schnitt den Leib, so daß die Pelliculaschicht abgetragen wird (Textfig. F)., das innere Plasma aber kaum eine Einbuße erfährt, so erfolgt in der Regel, jedoch nicht ausnahmslos, Regeneration. In diesem Falle sind die neugebildeten Wimpern weniger lang. Der Kern erleidet hierbei eine nur sehr unwesentliche Alteration (Taf. 8 Fig. 3), das Hinterende des Macronucleus erscheint leicht vergrößert und gleichsam aufgelockert. Etliche von den am Hinterende gelegenen Vakuolen sind gleichfalls gelinde vergrößert.

[1]) Schewiakoff, H.: Infusoria aspirotricha. Mem. de l'Acad. Imp. des Sciences à St. Pétersburg 1896 T. IV p. 382.

Wenn schließlich der Schnitt durch den Kern ging (Textfig. G), so war in der Regel keine Regeneration zu beobachten. Wenn das Infusorium nicht unmittelbar in Anschluß an die Operation zerfiel, wenn der Kern nicht heraustrat, so stellte sich in den Stücken sehr bald Nekrobiose ein. Der Kern büßte seine konkrete Gestalt ein, im Protoplasma trat Vakuolenbildung ein, die Teilstücke gingen zugrunde.

So darf also auch für das Infusorium *Anoplophrya* die Behauptung aufgestellt werden, daß es Regenerationsfähigkeit besitzt, die jedoch unbedeutend und schwach ausgeprägt ist.

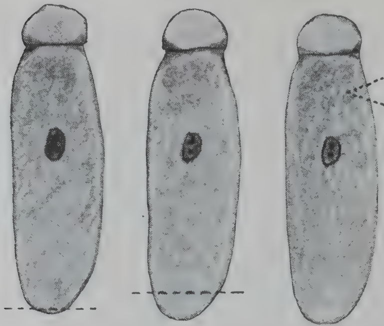
C. *Stenophora juli.*

Diese im Darm des *Julus* schmarotzende Gregarine stellt ein sehr geeignetes Untersuchungsobjekt dar. Diese Tiere des *Juli* wurden mir zu Hunderten aus der Krim zugesandt und lebten monatelang. Gewöhnlich sind sie sehr stark mit Schmarotzern verseucht. Die Gregarine ist sehr rege in ihren Bewegungen und führt starke Muskelkontraktionen aus. Deshalb ist es ein Leichtes, über den Grad ihres Wohlbefindens in einem gegebenen Medium zu urteilen. Meine die Physiologie der Gregarinen behandelnde Skizze[1]) enthält detaillierte Erörterungen über das Medium, das den Gregarinen am meisten zusagt und worin sie am längsten am Leben erhalten werden können. Ich betone dort den günstigen Einfluß des Chlorkalziums auf die gallertige Substanz der Gregarine, gebe eine Mischung von Chlorkalzium und Chlornatrium als Medium an, darin die Gregarine am längsten der Nekrobiose entgeht. Besonders interessant ist das Studium dieser Verhältnisse an der Hand von merotomischen Versuchen an Gregarinen. Werden Gregarinen an NaCl-Lösung ohne Zusatz von Chlorkalzium fragmentiert, so verfallen die Teilstücke sehr bald der Nekrobiose. Noch häufiger entleert sich das Plasma einfach aus dem Tierleib. Es bekundet sich die völlige Unfähigkeit des Organismus, dem Eindringen von Chlornatrium durch die Wunde standzuhalten. Führt man jedoch die Zerteilung der Gregarine in Chlornatriumlösung mit Chlorkalziumzusatz aus, so ergibt sich ein ganz anderes Bild. Gallertige Substanz verkittet die Wunde, überspannt sie gleichsam, Nekrobiose tritt bedeutend später auf.

Zu meinen Versuchen mit Gregarinen verwandte ich eine 0,75 proz. NaCl-Lösung mit einem Zusatz von $^1/_{20}$ d. Vol. einer 0,75 proz. $CaCl_2$-Lösung. Bisweilen wurde auch eine Molekularlösung verwandt. In

[1]) Boris Sokoloff: Studien über Physiologie der Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. 27 1912.

einer derartigen Lösung, namentlich wenn sie etwas angewärmt wurde, blieben Gregarinen stundenlang aktiv. Wenn der Schnitt derart durch den Hinterleib der Gregarine geführt wurde, daß er, wie Textfig. H es veranschaulicht, nur die Cuticula verletzte, so schien dies auf das Tier überhaupt keinen Einfluß auszuüben. Es bewegte sich weiter fort und war aktiv. An der Schnittstelle kam es zu einer Art Verklebung der Ränder. An dem aus derart operierten Gregarinen angefertigten Präparat erschien die Cuticula wiederhergestellt. Verlief jedoch der Schnitt nur etwas höher (Textfig. J) und traf das Entoplasma des Tieres, so erfolgten alsbald Auflösungsvorgänge. An der Schnittwunde wurde das Protoplasma körnig, die hinteren Partien quollen auf und das Tier ging zugrunde. Ein entferntes oder auch nur partiell abgetragenes Epimerit ließ nie auch nur Spuren von Regeneration erkennen. Wurde bei der Operation ein kleines Stück an der Seite des Gregarinenleibes abgetrennt (Textfig. K), so schloß sich die Wunde, falls nicht im Anschluß an die Operation sich das Plasma entleert hatte. Eine Regeneration in der eigentlichen Bedeutung des Wortes erfolgte jedoch nicht. Die Cuticularänder legten sich aneinander, die Myonemen verschmolzen miteinander, damit fand der Vorgang seinen Abschluß.



Textfig. H. Textfig. J. Textfig. K.

Da es eine unbestreitbare Tatsache ist, daß die Unmöglichkeit, Gregarinen außerhalb des Wirtes am Leben zu erhalten, einer Manifestierung der etwa bestehenden Regenerationsfähigkeit hinderlich im Wege stehen muß, so unternahm ich mehrere Versuche zum Nachweise der Regenerationsfähigkeit von Gregarinen in ihrem natürlichen Medium. Zu diesem Zwecke brachte ich fein zerstoßenes Glas in den Darm des *Julus* ein. Es verursachte den Gregarinen Verletzungen, die bisweilen augenscheinlich recht tiefgreifend waren. Ich bekam mehrere Tiere mit charakteristisch sich hervorbuchtendem Protoplasma zu Gesicht. Die Cuticula verlief an derartigen Stellen in unregelmäßigen Reihen (Taf. 8 Fig. 4), die Myonemen ließen Spuren einer Verschiebung erkennen.

So ist auch in bezug auf *Stenophora juli* der Schluß berechtigt, daß dieser Schmarotzer der Regenerationsfähigkeit nicht entbehrt.

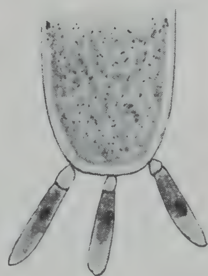
Jedoch ist diese einfach schwach ausgeprägt und wird noch durch die für das Objekt ungünstigen Versuchsbedingungen beeinträchtigt.

D. *Gregarina salpae.*

An der Station zu Villefranche wurden mir Exemplare von *Salpa maxima* geliefert, deren Darm sehr viele Gregarinen beherbergte. Es waren in den verschiedenen Salpen bald jüngere, bald ältere Stadien angehörende Gregarinen zu finden. Diese Gregarine ist von S. FRENZEL [1]) beschrieben und den Polycistiden eingereiht worden.

Da der Zyklus dieser Gregarine bisher nicht beschrieben worden ist, muß ihre Gattung einstweilen unbestimmt gelten. FRENZEL charakterisiert sie folgendermaßen: „Eine große langgestreckte Polycystide im Darm von Salpa africana. Die Cuticula mit hohen längslaufenden Cuticularleisten versehen. Ausgewachsene Exemplare werden bis 1 mm lang und 0,125 mm breit“ (p. 565).

In der Regel erscheinen diese Gregarinen in ausgewachsenem Zustande nicht vereinzelt, sondern zu Paaren verklebt, oder es haften an einer größeren hinten mehrere kleinere (Textfig. L). Wie auch FRENZEL angibt, ist diese Gregarine sehr aktiv. Unausgesetzt sieht man ihren Protomerit sich zusammenballen und dann wieder strecken, das Tier gehört den durch größere Motilität und Lebenstätigkeit ausgezeichneten Gregarinen an. Als Medium für die Versuche an dieser Gregarine diente Seewasser oder ein Gemenge von See- ($^1/_2$) und destilliertem Wasser ($^1/_2$).



Textfig. L.

Das Verhalten dieser Gregarine ist dem von *Stenophora juli* durchaus identisch und vermag sie nur äußerst schwer eine Trennung in Stücke zu überstehen.

Viele in Stücke geschnittene Individuen boten bereits nach Ablauf einer halben Stunde das ausgeprägte Bild einer Nekrobiose. Das Plasma löst sich von der Cuticula und wird körnig. Nicht selten erfolgt bald nach der Operation ein Erguß des Plasmas. Nur in Ausnahmefällen bewahren Gregarinen mit abgetragenem Hinterende die Aktivität der Bewegung über 1—2 Stunden hinaus.

Diese Einbuße der Aktivität war das Zeichen einer beeinträchtigten Lebenstätigkeit des Tieres. Nie konnte bei vollständiger

[1]) FRENZEL, JOHANNES: Über einige in Seethieren lebende Gregarinen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24 p. 565 1884.

oder auch nur teilweiser Abtragung des Protomerits eine Spur von Regeneration festgestellt werden. Am relativ günstigsten verlief die Regeneration am Hinterende des Tieres. Obwohl hier gewisse Wiederherstellungsvorgänge sich abspielten, was hauptsächlich in der Neubildung der Cuticula zum Ausdruck kam, hatte ich nie Gelegenheit, vollständige Regeneration zu beobachten. In der Regel stellten sich nach Ablauf von 3—5 Stunden nach der Operation an der Schnittstelle Desintegrationsanzeichen ein. Verlief der Schnitt in der Nähe des Kernes, so erfuhr der letztere zu Beginn keine Veränderung. Die Rückwirkung der eintretenden Nekrobiose des Plasmas machte sich aber durch promptes Einsetzen des Auflösungsprozesses am Kern oder häufiger noch durch den Austritt desselben nach außerhalb geltend.

Bei der Untersuchung junger Gregarinen mußte ich feststellen, daß sie die Operation der Zerteilung leichter ertragen, augenscheinlich dank der größeren Geschmeidigkeit ihrer Cuticula. Doch war eine im Verhältnis zu den ausgewachsenen Gregarinen gesteigerte Regenerationsfähigkeit an den jüngeren Individuen nicht wahrzunehmen. Eine der vornehmlichsten Ursachen, die bei den operierten Gregarinen das Auftreten der Nekrobiose bedingen, wäre in dem Eindringen des Seewassergemenges durch die Wunde zu suchen. Je näher die Schnittwunde dem Hinterende ist, um so besser sind die Aussichten auf einem Verschluß der Wunde. Die Erklärung ist einfach. Die von dem Tiere durch die Poren der Cuticula nach außen tretende gallertige Substanz rinnt die Cuticulafurchen entlang dem verwundeten Körperende zu. Wenn das die Gregarine aufnehmende Medium eine Auflösung dieser gallertigen Substanz nicht bewirkt (das ist bei Chlorkalzium der Fall), so sammelt sich dieselbe an dem Hinterende an; befindet sich die Operationswunde hier, so wird sie von der gallertigen Substanz verkittet. Augenscheinlich wird die geringe Regenerationsfähigkeit der Gregarinen in erster Linie dadurch bedingt, daß bei der Operation die ihnen eigentümliche halbpermerble Membran verletzt wird und es zu einem Austritt der Kolloide ihres Plasmas kommt.[1])

Die parasitierende Lebensweise übt zweifellos einen Einfluß auf die Lebensfähigkeit des Schmarotzers aus. Dieser Einfluß muß sich

[1]) Boris Sokoloff: Sur la question de l'absorption chez les protozoaires. La membrane d'Overton Compt. rend. de la Soc. biol. p. 1102 1921.

auch auf die Fähigkeit des Tieres, eingebüßte Leibesteile wieder aufzubauen, erstrecken. Die Untersuchung der schmarotzenden Protisten zeigt, daß diese nur eine sehr beschränkte Regenerationsfähigkeit besitzen. Diese Behauptung bleibt bestehen, auch wenn man die ungünstigen Verhältnisse, in die der schmarotzende Protist während des Versuches gerät, mit berücksichtigt und in Abzug bringt. Infolge des Schmarotzertums haben diese Protisten nicht nur eine außerordentliche Empfindlichkeit gegenüber jeglichen Läsionen ihrer Hülle sich angeeignet, sondern auch an Lebensfähigkeit eingebüßt.

In physiologischer und biologischer Beziehung bedeutet das Vorhandensein einer halbpermeablen Hülle bei einer Reihe schmarotzender Protisten eine besondere Passivität ihres Plasmas. Prowazek mißt der Pellicula eine ausschlaggebende Bedeutung für Formenbildung und Regeneration der Protisten bei. Stimmt man ihm bei, erkennt man seine These an, dann handelt es sich folglich bei den Schmarotzern um eine verminderte Aktivität der Hülle und eine gesteigerte Passivität der Adsorption.

Kapitel III.

Über die Grenzen der Regenerationsfähigkeit.

A. Definition des Begriffs „Regenerationsfähigkeit“.

Im folgenden werden wir ständig die „Regenerationsfähigkeit“ von Teilstücken, den Grad, die Grenzen dieser Fähigkeit zu erwähnen haben. Es erscheint daher zweckmäßig, an dieser Stelle den Begriff mit möglichster Exaktheit zu definieren.

Das Wesen des Regenerationsprozesses gleichwie jedes anderen Lebensprozesses bleibt, wenn nicht im Wege des Experiments der Zusammenhang zwischen Ursache und Wirkung dargelegt wird, für uns dunkel und unfaßbar. Es bleibt für uns die Regeneration mit ihrer bestimmten Formenbildung wie übrigens die Ontogenese überhaupt ein Rätsel. Die Zuhilfenahme vitalistischer Spekulationen stellt wohl in Gestalt von Arbeitshypothesen einen Notbehelf dar, vermag es jedoch nicht, uns reelle Aufklärung zu verschaffen.

Die Metaphysik, und nach Ansicht Driesch's ist die Eutelechie nichts anderes, schafft nur vorübergehende Befriedigung und ist unfähig, die fundamentalen Probleme zu lösen. Es erübrigt nur eine Methode — die Lösung dieser Probleme im Wege des Experi-

ments. Durch das oben Gesagte soll nur betont werden, daß die Regenerationsfähigkeit der Organismen ihrem Wesen nach gegenwärtig noch nicht in den Bereich unseres Erfassungsvermögens gebracht werden kann, daß sie in ihren Erscheinungen aber den Gegenstand unserer Forschungen darstellen kann und muß. Die Aufgabe dieser Forschungen ist also in der exakten, erschöpfenden, streng experimentell durchgeführten Festlegung der „Erscheinungsgesetze" der Regeneration zu erblicken.

Daher werde ich mich der Bezeichnung „Regenerationsfähigkeit" oder „Regenerativität" nur in dem Sinne Erscheinung dieser einer unbekannten Ordnung angehörigen Kraft bedienen. So wird die Ausdrucksweise: „die Regenerationsfähigkeit des betreffenden Teilstückes ist aufgehoben" nur zu bedeuten haben, daß unter gewissen genau bestimmten Verhältnissen eine Erscheinung der Regenerationsfähigkeit nicht zustande kommt. Eine Analyse der Verhältnisse, die das Zustandekommen von Erscheinungen der Regenerationsfähigkeit stimulieren, mache ich auch zum Ziel und unerläßlichen Bedingung meiner Untersuchungen. Auf Grund des Gesagten müssen wir die Definition der „Regenerationsfähigkeit" folgendermaßen formulieren: „Unter Regenerationsfähigkeit eines gegebenen Tieres oder Teilstückes verstehen wir eine Erscheinung seiner Natur, eine Erscheinung, die sich in dem Streben des Teilstückes des gegebenen Tieres äußert, die ursprüngliche vollständige Form wiederherzustellen, wieder zu erreichen. Als Natur darf dabei alles Beliebige — es ist für uns und unsere Untersuchungen völlig belanglos — von der Eutelechie angefangen bis zum liophilen Kolloid gelten.

B. Material und Technik.

Als Untersuchungsmaterial dienten mir eine ganze Reihe von Infusorien: *Dileptus anser* O. F. M., *Spirostomum ambiguum* Ehrbg., *Frontonia leucae* Ehrbg., *Bursaria truncatella* O. F. M. Alle diese Infusorien geben geeignete Objekte zu Regenerationsversuchen ab: sie sind hinreichend groß, regenerieren (mit Ausnahme von *Frontonia*) gut, ihre Bewegungen sind hinreichend langsam. Als Operationsinstrumente diente mir eine feine Okularnadel, es gelang mir mittels derselben relativ wie absolut außerordentlich kleine Teilstücke von Infusorien herzustellen.

Das Versuchsverfahren war folgendes: mittels eines feinen Haarröhrchens wurde das Infusorium aufgefischt und auf die Delle eines Objektträgers in ein winziges Tröpfchen von Heuaufguß gebracht.

Oder aber, und dieses Vorgehen sicherte ein exakteres und erwünschtes Ergebnis, das Infusorium kam in einen aus Wachs auf einem Objektträger geformten kleinen Ring. Ob es nun die eine oder die andere Art des Verfahrens war — das Ziel wurde erreicht — das Infusorium war fast unbeweglich. Das war zu seiner Messung erforderlich. Nachdem die Messung mit Hilfe des Abbe'schen Zeichenapparates ausgeführt ist, wird das Infusorium in Stücke geschnitten und diese werden wiederum gemessen (in Flächeneinheiten nach der Methode von Beresowsky). Nach Verlauf von einigen Minuten nach der Operation werden die Teilstücke abgebildet.

Die Bruchstücke wurden auf Objektträger (mit Dellen) verteilt und im Wasserbade bei Zimmertemperatur untergebracht (etwaige Schwankungen von 1—3 Grad vermochten, wie ich mich überzeugte, das Versuchsergebnis nicht zu beeinflussen). Nach Ablauf eines bestimmten Zeitabschnittes (nach 2—24 Stunden, je nach den Versuchsbedingungen) wurde der Regenerator wiederum abgebildet und darauf fixiert. Als Fixiermittel wurde Sublimat, Formol Schaudinnsche Flüssigkeit, Pikrin-Essigsäure, am häufigsten die Flüssigkeiten von Baur, Meves und von Benda verwendet. War das Bruchstück sehr klein, so wurde es mit Photoxylin an den Objektträger gekittet. *Spirostomum* wurde vor der Operation narkotisiert mit nachfolgender Mischung: 3 Teile 2 proz. Kokain + 2 Teile CH_3ON + 6 Teile Aqu. n. Als Färbemittel diente Hämatoxylin-Eosin, Eisenhämatoxylin, auch Alaunkarmin. Ein Teil der Präparate mußte in vitro gefärbt werden. In diesen Fällen wurde 1—2 proz. Lakmus (zur Bestimmung der Reaktion des Protoplasmas), oder 1—3 proz. Kongorot und Neutralrot, oder schließlich $^1/_2$ proz. Bismarckbraun verwendet.

Zum Schluß noch eine Notiz über die Infusorienkulturen. Sämtlichen Infusorien diente eine verdünnte Heulösung (1 Teil Lösung auf 300 Teile Wasser) zum Aufenthalt. Den Raubinfusorien dienten andere kleinere Infusorien zur Nahrung. Dileptus nährte sich von Colpidien, Bursaria von Colpidien und Paramaecium.

C. Untersuchungen über die Grenzen der Regenerationsfähigkeit.

Es wurde bereits erwähnt, daß laut den Angaben einiger Forscher das Regenerationsvermögen an gewisse Größenverhältnisse gebunden erscheint, daß also in diesem Sinne von einer „Mindestgröße des Regenerativs" gesprochen werden darf (Lillie, Morgan). Dieses Minimum liegt für *Stentor polymorphus* bei $^1/_{27}$ seines Volumens (Lillie), für *Stentor coeruleus* bei $^1/_{24}$ des ursprünglichen Volumens (Morgan).

Stücke, deren Verhältnis zum ursprünglichen Volumen geringeren Werten entspricht, entbehren der Regenerationsfähigkeit, obwohl sie einige Zeit am Leben bleiben. Nach der Ansicht Lillie's besitzen derartige Stücke „ungenügende Organisation". Den Zustand solcher Stücke, die noch am Leben sind, jedoch allmählich absterben, bezeichnete Child als „Desintegration". Wir wollen diese geeignete und wohlverständliche Bezeichnung beibehalten. Doch außer dem Zustande der „Regeneration" und der „Desintegration" gibt es noch einen dritten, der sich bei Teilstücken einstellen kann, ein eigentümlicher Zustand des „labilen Gleichgewichts oder der Regenerationsmöglichkeit".

Es ist unmöglich, diesen Zustand an einem gegebenen Teilstück festzustellen, doch erscheint es mir als zweifellos, daß dieser Zustand bei allen mehr minder kleinen Teilstücken der Desintegration vorausgehen muß. In einer Reihe meiner Versuche hatte ich Gelegenheit, außerordentlich kleine Stücke von *Bursaria* zu beobachten, die noch nach Ablauf von 24 Stunden nach der Operation am Leben und in reger Bewegung waren, doch keinerlei äußere Anzeichen von Regeneration darboten; die Stücke blieben vollständig kugelig. Nachdem die betreffenden Stücke gefärbt und fixiert waren, ergab der mikroskopische Befund, daß von einem Absterben der Stücke auch nicht im entferntesten die Rede sein könne. Im Gegenteil, die Kerne waren, wie die Abbildung (Tafel 8) es veranschaulicht, von durchaus lebensfähigem Aussehen. Und tatsächlich lieferten von mir ausgeführte Untersuchungen den Nachweis, daß mitunter ein kleines Teilstück nach 24stündigem, ja selbst noch langweiligerem Verweilen in diesem Zustande der „Regenerationsmöglichkeit" zu regenerieren beginnt. Andererseits vermochte ich mehrmals festzustellen, wie ein annähernd entsprechendes Stück nach zweitägigem Verharren im Stadium des „labilen Gleichgewichts" der Desintegration anheimfiel und unterging. Wird ein hinreichend kleines, jedoch noch zweifellos regenerationsfähiges Stück genommen und nach Ablauf von 1—2 Stunden nach der Operation cytologisch untersucht, so ergibt sich, daß es sich im Stadium des „labilen Gleichgewichts" befindet, da noch keinerlei Regenerationsanzeichen festzustellen sind. Wir müssen darauf hinweisen, daß auch die äußeren Kennzeichen des Stadiums der „Desintegration" sich schroff von denen des „labilen Gleichgewichts" unterscheiden. So sind z. B. Stücke, die sich im Desintegrationsstadium befinden, stets bewegungsträge, sie führen nur eine (an einer Stelle) rotierende Bewegung aus. Es stellt also, um dies nochmals hervorzuheben, das Stadium des „labilen Gleich-

gewichts" eine reelle, jedenfalls hinsichtlich der Protisten leicht nachweisbare Tatsache vor. Dasselbe kennzeichnet den Zustand eines Teilstückes, dem es obliegt, die bei der Operation eingebüßte Harmonie wiederherzustellen. Bemerkenswert ist die Möglichkeit, durch einen Wechsel in den äußeren Verhältnissen eine Verkürzung oder Verlängerung dieses Stadiums des „labilen Gleichgewichts" zu bewirken.

Ich war bemüht, die annähernden Grenzen dieser drei Zustände durch Versuche zu bestimmen. Ich verwandte zu diesem Zwecke in der Regel Infusorien der verschiedensten Größe; dies geschah in der Absicht, den Einfluß nicht nur der relativen, sondern auch der absoluten Größe des Teilstückes auf die Regenerationsfähigkeit derselben zu studieren. Die Versuche wurden, wie bereits erwähnt, an vier Infusionsarten angestellt, dies waren also *Spirostomum ambignum* Ehrbg., *Dileptus anser* O. F. M., *Bursaria truncatella* O. F. M. und *Frontonia leucas* Ehrbg.

Versuche mit *Spirostomum ambignum.*

Die Spirostomen sind große wurmförmige Infusorien mit einem großen rosenkranzähnlichen Kern. Es sind Tiere, die jeglichen, auch den geringfügigsten Veränderungen des äußeren Mediums gegenüber außerordentlich empfindlich sind, ein ganz unerheblicher Wechsel der Versuchsbedingungen, wie z. B. ein ganz unbedeutendes Ansteigen oder ein ebensolches Sinken der Temperatur bereits das Versuchsergebnis modifizieren können. Und wenn nun jegliche Maßnahmen getroffen wurden, um möglichst identische Versuchsbedingungen zu sichern, stimmte das Ergebnis der einzelnen Versuche dennoch oftmals nicht überein. Er ist diese Tatsache wohl meiner Ansicht nach namentlich auf die Empfindlichkeit des Infusoriums zurückzuführen. Wenn ein Teilstück regenerierte, so konnte in der Regel nach abgeschlossener Regeneration eine Zunahme der Maße des Tieres festgestellt werden. Der Beginn dieses Wachstums wurde von mir, wohl berechtigtermaßen, als Zeitpunkt des vollen Abschlusses der Regeneration angesehen. In der nachstehenden Tabelle I sind meine die Grenzen der Regenerationsfähigkeit betreffenden Versuche mit *Spirostomum* zusammengestellt. Jedoch sind Versuche an Teilstücken, die das Mindestmaß nicht erreichten, z. B. nur $^1/_{100}$ des ursprünglichen Volumens betrugen, in diese Tabelle nicht aufgenommen worden. Meiner auf wiederholte Befunde sich stützenden Überzeugung zufolge entbehren solche Stücke jeglicher Regenerationsmöglichkeit und gehen ausnahmslos zugrunde. Doch verläuft der

Tabelle I (*Spirostomum ambiguum* E.).

Infusorlänge mm	Infusor-Volum	Volum der Teilstücke	Länge der Teilstücke I, II, III	Länge der Teilstücke nach 1 Stunden	2	4	5	6	7	Regenerationsdauer Std.	Desintegrationsdauer Std.	Relative Größe der Teilstücke
2,1	0,084	0,002	I 0,2	—	0,21	0,25	—	0,27	—	3	—	$^1/_{42}$
—	—	0,0015	II 0,15	—	—	0,17	0,2	0,21	—	4	—	$^1/_{56}$
—	—	0,0022	III 0,22	—	0,21	0,22	0,24	—	—	$4\frac{1}{2}$	—	$^1/_{40}$
2,2	0,088	0,0028	I 0,07	—	—	—	0,02	—	—	5	—	$^1/_{30}$
—	—	0,0015	III 0,25	—	0,26	—	0,3	—	0,33	4	—	$^1/_{30}$
1,8	0,08	0,0021	I 0,2	0,21	—	0,25	0,25	—	0,26	$4\frac{1}{2}$	—	$^1/_{38}$
—	—	0,0014	II 0,15	—	0,15	—	0,16	—	0,13	+	24	$^1/_{53}$
—	—	0,0012	III 0,12	—	0,26	—	0,28	—	0,3	$3\frac{1}{2}$	—	$^1/_{66}$
2,0	0,08	0,0009	I 0,08	—	—	—	—	—	—	+	3	$^1/_{90}$
—	—	0,0017	II 0,17	0,17	—	0,21	—	—	0,23	5	—	$^1/_{50}$
—	—	0,0025	III 0,25	0,24	0,25	—	0,27	—	0,23	+	24	$^1/_{32}$
1,6	0,024	0,00035	II 0,035	0,05	—	—	—	0,05	—	8	—	$^1/_{72}$
—	—	0,001	III 0,1	0,1	0,1	—	0,2	—	—	$3\frac{1}{2}$	—	$^1/_{24}$
2,25	0,09	0,0013	I 0,13	—	—	0,12	—	—	0,11	+	24	$^1/_{70}$
—	—	0,0014	II 0,14	—	—	0,16	—	0,17	—	7	—	$^1/_{64}$
—	—	0,0015	III 0,15	—	—	0,14	—	—	0,14	+	?	$^1/_{60}$
1,9	0,076	0 0013	I 0,13	0,13	—	0,11	—	0,15	—	7	—	$^1/_{59}$
—	—	0,001	II 0,11	0,11	—	—	0,11	—	0,11	10—11	—	$^1/_{70}$
—	—	0,0011	III 0,11	—	—	—	0,1	—	0,09	+	16—18	$^1/_{70}$
1,88	0,075	0,0015	II 0,13	0,13	—	0,13	—	0,15	—	$8\frac{1}{2}$	—	$^1/_{75}$
—	—	0,0012	III 0,12	—	—	0,1	—	0,11	0,1	+	30	$^1/_{63}$
2,4	0,096	0,0016	I 0,16	0,16	—	0,16	0,17	—	0,2	7	—	$^1/_{60}$
—	—	0,0012	II 0,12	—	—	0,1	—	0,1	—	+	24—26	$^1/_{80}$
—	—	0,0015	III 0,15	0,15	—	0,18	—	—	0,18	4—5	—	$^1/_{52}$
2,2	0,86	0,0014	I 0,14	0,14	—	—	0,14	—	0,18	6	—	$^1/_{62}$
—	—	0,0012	II 0,12	—	0,12	—	—	0,12	0,17	6	—	$^1/_{72}$
—	—	0,00133	III 0,13	—	—	—	—	—	—	+	?	$^1/_{66}$
1,7	0,068	0,00115	I 0,015	—	—	—	—	—	—	+	7	$^1/_{83}$
—	—	0,0009	II 1,1	—	—	—	—	—	—	+	28	$^1/_{77}$
—	—	0,0012	III 0,12	—	—	0,12	—	0,14	—	5	—	$^1/_{56}$

Vorgang des Absterbens, der Desintegration, bei Teilstücken von verschiedener Größe durchaus nicht in der nämlichen Weise. Je beträchtlicher das Teilstück, um so länger bleibt es existenzfähig, um so später beginnt das Absterben samt den für diesen nekrobiotischen Prozeß charakteristischen Erscheinungen. Es vermögen z. B. Bruchstücke, die $^1/_{70}$ oder $^1/_{80}$ des ursprünglichen Volumens des Infusoriums ausmachen und in der Regel nicht regenerieren, recht lange Zeit (über 24 Stunden) die Fähigkeit zu regen Bewegungen und normale Konsistenz des Plasmas zu bewahren. Kleinere Stücke (ca. $^1/_{100}$ des ursprünglichen Volumens) sterben bedeutend früher nach einigen (3—8) Stunden. Dabei wird in der Regel beschleunigte Desintegration beobachtet. Sehr häufig büßt das Stück bereits nach Ablauf von $^1/_2$—1 Stunde das Vermögen sich fortzubewegen ein,

rotiert langsam an einer Stelle, im Protoplasma bieten die charakteristischen Anzeichen der Nekrobiose auf. Bruchstücke, die weniger als $^1/_{100}$ des ursprünglichen Volumens des Infusoriums ausmachen, gehen endlich entweder einige Minuten, häufiger selbst Sekunden nach der Operation zugrunde, oder, wenn sie die Operation zu überleben vermochten, erweisen sie sich im Laufe von Bruchteilen einer Stunde, selten mehrere Stunden lang lebensfähig. Es darf als Regel gelten, daß, je kleiner das an und für sich regenerationsunfähige Bruchstück ist, desto schneller der Ablauf des Stadiums des labilen Gleichgewichts, desto früher der Beginn der Desintegrationsphase, die mit dem Untergang des Teilstückes abschließt.

Tabelle I enthält aber aus der Zahl der an *Spirostomum* vorgenommenen Versuche 13 der einleuchtendsten und markantesten. Über den Rest zu berichten (im ganzen unternahm ich etwa 30 Versuche zum Zwecke der Bestimmung der Grenzen des Regenerationsvermögens bei *Spirostomum*) erscheint mir zwecklos, da die betreffenden Versuche weniger erfolgreich waren. Allerdings ist es nicht immer möglich, von jedem der drei Teilstücke noch ein hinreichend kleines Stück abzutrennen. Bisweilen geraten die Mittel-, ein andermal wieder die Endstücke zu groß und der Versuch büßt dann seine Anschaulichkeit ein. Doch erachte ich es für möglich, das Ergebnis dieser in der Tabelle nicht untergebrachten Versuche zu erwähnen.

In zwei Fällen blieb eine Regeneration von Teilstücken, die weniger als $^1/_{30}$ des ursprünglichen Volumens betrugen, aus. In einem Falle regenerierte ein Teilstück (aus dem II. Segment), dessen Masse etwa $^1/_{85}$ des gesamten Infusoriums ausmachte. In 12 Fällen erwiesen sich Teilstücke des II. Segments, mit größerem Regenerationsvermögen ausgestattet, als solche aus dem äußeren (dem I. und II. Segment). Und zwar erwies es sich, daß die durchschnittliche Grenze des Regenerationsvermögens von Teilstücken des mittleren (II.) Segments etwa bei $^1/_{70}$ der ursprünglichen Größe liegt; bei Teilstücken des vorderen (I.) Segments wird diese Grenze annähernd bei $^1/_{58}$ des Anfangsvolumens erreicht, für Teilstücke aus dem hinteren (III.) Segment ist $^1/_{50}$ des ursprünglichen Volumens das Mindestmaß, mit dem die Grenze der Regenerationsfähigkeit erreicht ist.

Wollen wir uns nun der Erörterung von Tabelle I zuwenden.

Im Mittel ergeben die 13 Versuche als Mindestmaß der Teilstücke, die noch Regenerationsfähigkeit aufweisen (Grenze der Regenerationsfähigkeit), folgende Werte:

Für Teilstücke	des	I. Segments	etwa	$^1/_{50}$	
"	"	" II.	"	"	$^1/_{68}$
"	"	" III.	"	"	$^1/_{57}$

(wenn das Ergebnis des 5. Versuches nicht berücksichtigt wird).

Für die zweite Gruppe ergeben sich annähernd die gleichen Zahlen, nämlich:

Für Teilstücke	des	I. Segments	etwa	$^1/_{50}$	
"	"	" II.	"	"	$^1/_{68}$
"	"	" III.	"	"	$^1/_{45}$.

Uns interessierte jedoch weiterhin noch der Einfluß der absoluten Größe der Teilstücke auf die Regenerationstätigkeit.

Wir nahmen zu dem betreffenden Versuche 6 Infusorien, deren Länge über 2 mm betrug, und 7 Infusorien, die die Länge von 2 mm nicht überschritten. Wenn wir die Durchschnittswerte für jede dieser beiden Gruppen gesondert berechnen, ergeben sich für die erste Gruppe der größeren Infusorien folgende Zahlen:

Für Teilstücke	des	I. Segments	etwa	$^1/_{49}$	
"	"	" II.	"	"	$^1/_{67}$
"	"	" III.	"	"	$^1/_{55}$.

Um es mit Worten auszudrücken: das Ergebnis dieses Versuches gestattet den Schluß, daß die absolute Größe des Teilstückes an und für sich keinen Einfluß auf die Regenerationsfähigkeit desselben ausübt.

Ein solcher Einfluß kommt nur der relativen Größe des Teilstückes, d. h. dem Verhältnis des Volumens des Teilstückes zu dem ursprünglichen Volumen des betreffenden Infusoriums, zu.

Die Grenze der Regenerationsfähigkeit dee Teilstücke von *Spirostomum* liegt zwischen $^1/_{53}$ und $^1/_{69}$ des ursprünglichen Volumens des Tieres. Es besitzen dabei nicht sämtliche Teilstücke die gleiche Regenerationsfähigkeit. Dem mittleren Teil (Drittel) des Tieres entstammende Stücke sind mit dem größten Regenerationsvermögen ausgestattet, die Grenze desselben wird bei $^1/_{69}$ des Volumens erreicht. Bei Teilstücken aus dem Vorder- und Hinterteile erweist sich die Fähigkeit zum Wiederaufbau herabgesetzt, und zwar für beide Körperregionen in etwa gleichem Maße, die Grenze liegt zwischen $^1/_{50}$ und $^1/_{57}$ des ursprünglichen Volumens des Infusoriums. Endlich sei nochmals hervorgehoben, daß die absolute Größe der Teilstücke keine Rolle bei der Regeneration spielt. Stücke von verschiedener (absoluter) Größe können in ganz übereinstimmender Weise regenerieren.

Wie bereits erwähnt, ist das *Spirostomum* jeglichem Wechsel dem es umgebenden Medium gegenüber sehr empfindlich. Dieser Umstand kann begreiflicherweise stets mehr oder weniger bedeutende Abweichungen von der Norm bedingen. Auch in dem Falle, wenn alle durch den Versuch geschaffenen Verhältnisse berücksichtigt werden, vermag die Individualität des Tieres und sein innerer physiologischer Zustand das Versuchsergebnis in hohem Grade zu beeinflussen.

Versuche mit *Dileptus anser* O. F. M.

Den Untersuchungen über die Regenerationsfähigkeit dieses Infusoriums lag derselbe Plan zugrunde, wie den Versuchen mit *Spirostomum.* Es wären nur geringfügige Abweichungen in der Methodik zu erörtern. So besitzt *Spirostomum* einen Leib von nahezu regelmäßiger zylindrischer Gestalt; dieser Umstand ermöglicht eine genaue Berechnung des Körpervolumens dieses Infusoriums. Eine solche Berechnung des Körpervolumens von *Dileptus* ist nicht zu bewerkstelligen, und dieselbe wurde nur mit annähernder relativer Genauigkeit ausgeführt. Der Einfachheit halber wurde die Körperform dieses Infusoriums als ellipsoidal angenommen. Die Körperlänge sowie das Volumen wurden selbstredend ohne den Rüssel berechnet. Da *Dileptus* weiterhin an Größe dem *Spirostomum* bedeutend nachsteht, so war eine Zerstreuung in drei Teile (I, II, III) nicht immer ausführbar, größtenteils war man genötigt, das Experiment zu vereinfachen und sich mit der Zweiteilung (A, B) des Infusoriums zu begnügen.

Zum Schluß ist noch zu bemerken, daß es stets leicht ist, den Abschluß der Regeneration bei *Dileptus* festzustellen, da dieses Infusorium eine charakteristische Gestalt besitzt und mit einem langen, leicht gewundenen, an seinem Ende verdickten Rüssel und einer ectoplasmatischen Ausstülpung an seinem hinteren Ende ausgestattet ist. Interessant ist, daß nur diejenigen regenerierenden Individuen von *Dileptus,* deren Rüssel die ursprüngliche Länge erreicht hat, imstande sind kleinere Infusorien zu erhaschen, also imstande sind sich zu nähren.

Es wurden wiederum einige Versuche nicht in die Tabelle aufgenommen. Es sind dies die Fälle, wo ich mit Teilstücken, die infolge ihrer geringen Dimensionen der Regenerationsfähigkeit völlig entbehrten, operierte. Das Ergebnis dieser hier nicht angeführten Versuche gestattet die Sclußfolgerungen: 1. Teilstücke, die weniger betragen als $^1/_{80}$ des ursprünglichen Volumens, entbehren vollständig der Regenerationsfähigkeit. Derartige Stücke fallen nach Ablauf

des Stadiums des „labilen Gleichgewichts“, dessen Dauer für jedes Teilstück verschieden lang sein kann, der „Desintegration“ anheim und gehen zugrunde. 2. Je kleiner die relative Größe dieser Teilstücke ist ($^1/_{90}$, $^1/_{100}$, $^1/_{110}$), desto schneller sterben sie ab, desto kürzer ist die Dauer des Stadiuns des „labilen Gleichgewichts“, desto eher vollzieht sich der Übergang zum Zustande der Desintegration. Teilstücke, deren Volumen etwa $^1/_{80}$ eines ganzen *Dileptus* beträgt, vermögen oft 24 Stunden, zuweilen selbst beträchtlich länger am Leben zu bleiben. Dabei weisen sie mitunter keinerlei Anzeichen

Tabelle II (*Dileptus anser* O. F. M.).

Infusor-Länge	Infusor-Volum	Volum der Teilstücke	Regenerationsdauer Std.	Desintegrationsdauer Std.	Labiles Gleichgewicht Std.	Relative Größe der Teilstücke
1,1	0,022	I 0,0002	abs.	24	?	$^1/_{100}$
—	—	II 0,0003	8—9	—	3	$^1/_{73}$
—	—	III 0,00035	7	—	3—4	$^1/_{80}$
1	0,02	A 0,00025	10—12	—	5	$^1/_{80}$
—	—	B 0,00022	—	30	?	$^1/_{90}$
1,2	0,024	II 0,00034	9—10	—	6	$^1/_{70}$
—	—	III 0,00031	15	—	?	$^1/_{77}$
1,2	0,024	I 0,0004	7—8	—	4	$^1/_{60}$
—	—	II 0,0003	20	—	12—15	$^1/_{80}$
—	—	III 0,00035	10—12	—	9	$^1/_{60}$
1	0,018	I 0,0002	—	15	?	$^1/_{90}$
—	—	II 0,0003	7—8	—	4	$^1/_{60}$
—	—	III 0,00025	—	12	?	$^1/_{72}$
1,2	0,024	A 0,0003	11—12	—	6	$^1/_{80}$
—	—	B 0,00032	10	—	6	$^1/_{75}$
0,9	0,0135	A 0,00025	10	—	—	$^1/_{54}$
—	—	B 0.00022	—	24—28	?	$^1/_{60}$
0,95	0,018	A 0,00028	12	—	7	$^1/_{65}$
—	—	B 0,0003	—	20	—	$^1/_{60}$
0,9	0,015	A 0,0003	—	48	—	$^1/_{50}$
—	—	B 0,00025	9	—	5	$^1/_{60}$
1,3	0,026	I 0,00033	9	—	6	$^1/_{80}$
—	—	II 0,00035	10	—	6	$^1/_{75}$
—	—	III 0,0005	—	24—28	?	$^1/_{52}$
1,1	0,022	I 0,00033	—	48	—	$^1/_{70}$
—	—	II 0,00035	9	—	5	$^1/_{63}$
—	—	III 0,00032	12	—	?	$^1/_{70}$
1,2	0,024	A 0,00035	20	—	?	$^1/_{69}$
—	—	B 0,00033	22	—	?	$^1/_{72}$

des Absterbens (der Desintegration) auf und vermögen 10—15 Stunden lang im Stadium des „labilen Gleichgewichts“ zu verharren. Teilstücke, deren relative Größe weniger als $^1/_{100}$ ausmacht ($^1/_{110}$, $^1/_{120}$ usw.), gehen in der Regel im Laufe von einigen Stunden unter, zuweilen geschieht dies selbst nach Ablauf von Bruchteilen einer

Stunde; ein Stadium des labilen Gleichgewichts kommt in diesen Fällen überhaupt nicht in Betracht.

Lassen wir nun eine Erörterung der Tabelle II folgen. Zuvorderst sei die Tatsache erwähnt, daß bei Stücken von *Dileptus*, die relativ größer sind als $^1/_{80}$ des ursprünglichen Volumens, in der Regel Regeneration stattfindet. Von 30 Bruchstücken, die kleiner als $^1/_{80}$ oder eigentlich kleiner und gleich $^1/_{80}$ des ursprünglichen Volumens waren, regenerierten 24, d. i. 80 Proz.

Ein derartiges Ergebnis ist, besonders wenn man noch die Möglichkeit zufälliger tiefgreifender Verletzungen während der Operation berücksichtigt, ein unwiderlegbarer Beweis dessen, daß Teilstücke, die größer als $^1/_{80}$ des ursprünglichen Volumens sind, regenerationsfähig sein müssen. Weiterhin hat augenscheinlich die absolute Größe des Teilstückes für die Regeneration keine Bedeutung. Es regenerierten z. B. relativ kleine Stücke (0,00025) ebensogut wie große (0,0004). Was nun die Frage anbetrifft, welcher Teil des Infusoriumleibes mit größerem Regenerationsvermögen ausgestattet sei, so bin ich angesichts meiner Versuchsergebnisse um eine präzise Antwort verlegen. Für die Infusoriengruppe, bei der eine Zertrennung in drei Teile stattfand, erhielten wir nachfolgende Durchschnittswerte:

Für Teilstücke I etwa $^1/_{70}$
„ „ II „ $^1/_{72}$
„ „ III „ $^1/_{73}$.

Die Versuche, wo eine voraufgehende Teilung in zwei Stücke vorgenommen wurde, ergaben:

Für Teilstücke A etwa $^1/_{70}$
„ „ B „ $^1/_{67}$.

Angesichts der geringen Differenz zwischen den einzelnen Worten erweist es sich selbstverständlich nicht gut möglich, von Unterschieden im Regenerationsvermögen bei den einzelnen (vorderen, mittleren, hinteren) Körperabschnitten zu reden. Die gewonnenen Werte gestatten, so will es uns scheinen, im Gegenteil die Annahme, daß die diversen Körperabschnitte des Infusoriums ein gleich hohes Regenerationsvermögen besitzen.

Es scheint nun eine derartige Annahme nicht geeignet, hinsichtlich der bei *Spirostomum* festgestellten differenzierenden Regenerationsfähigkeit der verschiedenen Körperabschnitte Zweifel aufkommen zu lassen. Um diese Zweifel zu beseitigen, stellte ich eine Reihe von Versuchen an, die nochmals die Bedeutung des Kernes für die Regeneration darlegen; diese Versuche werden in Kapitel V

ausführlich geschildert. An dieser Stelle wollen wir nicht weiter bei dieser Frage verweilen.

Wir dürfen also das Ergebnis der Versuche mit *Dileptus* folgendermaßen zusammenfassen:

Die Grenze der Regenerationsfähigkeit des *Dileptus* liegt bei $^1/_{70}$—$^1/_{75}$ des ursprünglichen Volumens des Individuums. Die Regenerationsfähigkeit der einzelnen Körperregionen ist mehr weniger die gleiche. Die absolute Größe des Teilstückes hat augenscheinlich keine Bedeutung für die Regenerationsfähigkeit der Teilstücke, eine derartige Bedeutung besitzt nur die relative Größe des Teilstückes.

Versuche mit *Bursaria truncatella.*

Bursaria gehört den großen Raubinfusorien an. Sie nährt sich von anderen Infusorien: Colpidien und Paramäcien. Ihre Körperform ist eine leicht gestreckte, so daß die Länge etwa das Doppelte der Breite beträgt. Die Größe der einzelnen Individuen schwankt beträchtlich. So kann ihre Länge 1,5—2 mm betragen, während bei anderen Formen der Längsdurchmesser 0,5 mm nicht überschreitet. Die meinen Kulturen entstammenden Infusorien, die auch mein Versuchsmaterial darstellten, waren im großen und ganzen von mittlerem Wuchse. Ihre Länge schwankte zwischen 0,8 und 1,2 mm, die Breite entsprach annähernd der halben Länge und betrug 0,4—07 mm. Die Anordnung der Versuche war die nämliche wie bei den übrigen Infusorien.

Den ersten Akt der Operation bildete die Zertrennung des Infusoriums in zwei Teile: einen oberen, gewöhnlich etwas größeren, und einen unteren; dann folgte die Teilung in kleinere Stücke. Einige Versuche waren insofern abweichend, als eine primäre Teilung nicht in zwei, sondern in vier Stücke vorgenommen wurde. Doch erwies sich dies Verfahren mit derartigen Schwierigkeiten rein technischer Natur verknüpft und erforderte eine derart komplizierte Methodik, ohne wesentlich förderlich zu sein, daß wir von ihm Abstand nehmen mußten. Erwähnenswert und interessant erscheint uns die Tatsache, daß das Vermögen der Formbildung bei *Bursaria* offenbar in viel geringerem Maße ausgeprägt erscheint als bei *Dileptus.* Bei den letzteren nehmen nicht allzu kleine Teilstücke bereits sehr bald (bisweilen nach Ablauf von einigen Minuten) bestimmte Formen an: sie strecken sich in die Länge und die Umrisse des künftigen Tieres werden kenntlich. Bei *Bursaria* steht es in dieser Beziehung anders. Selbst Teilstücke von bedeutender Größe ($^1/_{20}$, $^1/_{30}$) nehmen unmittelbar nach der Operation Kugelgestalt an, diese Gestalt können

die Regeneratoren stundenlang behalten. Erst nach Ablauf einer geraumen Zeitspanne kommt das formbildende Vermögen zu seinem Recht, das Teilstück beginnt die dem erwachsenen Tiere eigentümlichen Umrisse anzunehmen. Augenscheinlich ist entsprechend der geringen formbildenden Kraft auch das Regenerationsvermögen bei *Bursaria* schwach ausgeprägt. Es muß überhaupt zugestanden werden, daß das Umgehen mit *Bursaria* nicht leicht ist. Wird der Schnitt nicht schnell genug ausgeführt, so kann es zum Zerfall des Infusorienleibes kommen: das Entoplasma ergießt sich aus der Cuticula, das Infusorium geht zugrunde.

Wenden wir uns nun der Versuchstabelle (III) zu. Die Antwort auf die Frage nach den Grenzen der Regenerationsfähigkeit bei *Bursaria* lautet: bei Stücken, die weniger als $^1/_{40}$—$^1/_{45}$ des ursprünglichen Volumens betragen, findet eine Regeneration nicht statt (nur

Tabelle III (*Bursaria truncatella*).

Infusor-Länge	Infusor-Volum	Volumen der Teilstücke	Regenerationsdauer Std.	Desintegrationsdauer Std.	Labile Gleichgewichtsdauer Std.	Relative Größe der Teilstücke
1,1	0,029	A 0,0007	15–18	—	10	$^1/_{40}$
—	—	B 0,0006	abs.	5	?	$^1/_{48}$
1,2	0,033	„ 0,0008	„	8	?	$^1/_{40}$
—	—	„ 0,001	24	—	?	$^1/_{33}$
1,0	0,025	„ 0,001	15—18	—	7	$^1/_{25}$
—	—	„ 0,0006	26—29	—	20	$^1/_{42}$
1,0	0,025	„ 0,00063	20	—	18	$^1/_{40}$
—	—	„ 0,0006	abs.	24—26	?	$^1/_{42}$
0,8	0,02	„ 0,0005	30	—	20	$^1/_{40}$
—	—	„ 0,0007	15	—	7—8	$^1/_{29}$
1,0	0,025	„ 0,001	20	—	?	$^1/_{25}$
—	—	„ 0,0006	24—26	—	?	$^1/_{42}$
1,2	0,033	„ 0,001	25—29	—	18	$^1/_{33}$
—	—	„ 0,0013	12	—	9	$^1/_{25}$
1,5	0,04	„ 0,001	28	—	20	$^1/_{40}$
—	—	„ 0,0009	abs.	20—22	?	$^1/_{44}$
1,0	0,025	„ 0,0005	48	—	24 (?)	$^1/_{50}$
—	—	„ 0,0006	28—30	—	20	$^1/_{42}$
1,0	0,025	„ 0,0005	abs.	15—17	10	$^1/_{50}$
—	—	„ 0,0007	24	—	—	$^1/_{35}$
1,3	0,035	„ 0,001	24—26	—	—	$^1/_{35}$
—	—	„ 0,0009	abs.	48	?	$^1/_{39}$
1,2	0,033	„ 0,0005	„	3	?	$^1/_{66}$
—	—	„ 0,001	„	24	?	$^1/_{33}$
0,9	0,023	„ 0,0007	20	—	10	$^1/_{33}$
—	—	„ 0,0006	27	—	20	$^1/_{38}$
0,8	0,02	„ 0,0005	30	—	24 (?)	$^1/_{40}$
—	—	„ 0,0008	10	—	3—5	$^1/_{25}$
1,1	0,028	„ 0,001	10	—	3	$^1/_{29}$
—	—	„ 0,0007	26	—	20	$^1/_{42}$

der Versuch weist eine Aufnahme auf: es regenerierte ein Teilstück, das $^1/_{50}$ des ursprünglichen Volumens ausmachte).

Teilstücke, die größer sind als $^1/_{40}$ des ursprünglichen Volumens, besitzen entschieden Regenerationsfähigkeit. Tatsächlich geht aus Tabelle III hervor, daß von 28 untersuchten Teilstücken nur 4 nicht regenerierten, mit anderen Worten: 85 Proz. der Teilstücke dieses Infusoriums, die mehr betragen als $^1/_{45}$, erweisen sich regenerationsfähig.

Ist die Regenerationsfähigkeit sämtlicher Körperregionen die gleiche? Diese Frage mußte in bezug auf *Dileptus* bejaht werden, auch hinsichtlich der *Bursaria* ist sie in gleichem Sinne zu beantworten. Es ergeben sich im Durchschnitt für Teilstücke aus dem Vorder- und Hinterleib:

Für Teilstücke A annähernd $^1/_{39}$
" " B " $^1/_{37}$.

Dieses Ergebnis gestattet wohl den Schluß, daß beide Körperregionen mit annähernd gleich hoher Regenerationsfähigkeit ausgestattet sind.

Was das Stadium des „labilen Gleichgewichts“ anbetrifft, das ich im ersten Kapitel der vorliegenden Arbeit nur flüchtig streifte, so bildete es bei meinen Versuchen mit *Bursaria* den Gegenstand meines besonderen Interesses. Ich bezeichnete bereits das Stadium des labilen Gleichgewichts als Zustand, der einer Regeneration oder einer Desintegration vorausgeht, im Verlaufe dessen die gestörte innere (cytologisch nicht nachweisbar) Harmonie des Teilstückes wiederhergestellt wird. Diese Wiederherstellung vollzieht sich mit wechselnder Geschwindigkeit: je kleiner das Teilstück, desto längere Zeit beansprucht der Vorgang des „inneren Wiederaufbaues“. Die in Tabelle III angegebenen Werte illustrieren diesen Satz zur Genüge. Bei kleinen Teilstücken ($^1/_{30}$—$^1/_{40}$) währt das Stadium des labilen Gleichgewichts nicht unter 10 Stunden, häufiger noch ist seine Dauer 10—20stündig. Dagegen ist dieses Stadium bei großen Teilstücken ($^1/_5$—$^1/_8$) rasch, d. h. im Laufe einer halben Stunde überwunden. Ist das Teilstück zu klein, so beschließt den erfolglosen Kampf von „Leben und Tod“ der Übergang zu dem Stadium der Desintegration, das Tier geht zugrunde.

Meine Erwägungen über das Stadium des labilen Gleichgewichts sind bei weitem nicht hypothetischer Natur und stützen sich in der Hauptsache auf cytologische und morphologische Beobachtungen. An einem Stücke, das $^1/_{20}$ des ursprünglichen Volumens beträgt und zweifellos regenerationsfähig ist, sind z. B. nach Ablauf von 3—5

Stunden keinerlei Regenerationsanzeichen am gefärbten Präparat wahrzunehmen, an einem $^1/_{30}$ des ursprünglichen Volumens ausmachenden Teilstück, das zweifellos dem Untergang geweiht ist, sind nach Ablauf von 2—3 Stunden keinerlei Regenerationsanzeichen festzustellen.

Wenn wir nun alles oben Erwähnte zusammenfassen, so ergibt sich folgendes:

1. Die Grenze der Regenerationsfähigkeit der *Bursaria truncatella* liegt bei $^1/_{38}$—$^1/_{42}$ des Volumens des betreffenden Individuums.

2. Der Herkunftsort des Teilstückes ist für die Regenerationsfähigkeit desselben bedeutungslos, d. h. alle Körperteile dieses Infusoriums besitzen gleiche Regenerationsfähigkeit.

3. Die absolute Größe des Teilstückes hat auf die Regenerationsfähigkeit desselben keinen Einfluß.

Versuche mit *Frontonia leucas.*

Das Ergebnis der an *Frontonia* angestellten Versuche sticht gegen dasjenige der an den übrigen Infusorien unternommenen Untersuchungen bedeutend ab; dieser Unterschied wird wohl durch die morphologischen Eigentümlichkeiten des Infusoriums bedingt. *Frontonia* gehört den recht großen Infusorien an. Seine Körperform ist die eines mehr oder weniger regelrechten Ellipsoids. Annähernd im Zentrum des Leibes befindet sich der Kern in Gestalt eines Macronucleus und eines oder mehrerer Micronuclei. Zu meinen Versuchen verwandte ich Tiere, deren Länge 0,8—1,0 mm und deren Breite 0,2—0,3 mm betrug. Trotz wiederholter Bemühungen wollte es mir nicht gelingen, kleinere Teilstücke zur Regeneration zu bringen. Der Sachverhalt ist nachfolgender: *Frontonia* besitzt offenbar ein Ectoplasma von sehr schwacher Konsistenz. Bei der Abtrennung kleinerer Stücke entleert sich in der Regel der Inhalt — das wäre der erste Punkt. Zweitens ist für das Zustandekommen der Regeneration die Anwesenheit des Kernes unerläßliche Bedingung. Nun kommt es bei diesem Infusorium gewöhnlich, wenn der Schnitt in der Nähe des Kernes verläuft, sehr leicht zum Austritt desselben, verletzte Kerne wiederum zerfallen. Deshalb gelang die Regeneration nur von Stücken, die $^1/_4$—$^1/_5$ des Gesamtvolumens des Tieres ausmachten. Die absolute Größe dieser Regeneratoren betrug also ca. 0,2—0,3 mm.

Was nun die kernlosen Bruchstücke anbelangt, so konnten dieselben entsprechend ihrer absoluten Größe verschieden lange Zeit am Leben bleiben. Stücke, deren relative Größe etwa $^1/_2$ beträgt,

vermögen z. B. 2 Tage lang zu leben, wobei die Anzeichen des Absterbens erst nach geraumer Zeit aufzutreten pflegen. Kleine Stücke gehen in der Regel bald nach der Operation zugrunde.

Es liegt also die Grenze des Regenerationsvermögens bei *Frontonia* annähernd bei $^1/_5$ des ursprünglichen Volumens des Tieres. Hierbei muß betont werden, daß nur *Frontonia*-Teilstücke mit unverletztem Kerne erfolgreich regenerierten.

Tabelle IV.
Vergleichende Tabelle der Grenzen der Regenerationsfähigkeit.

Versuchsobjekt	Grenze der Regenerationsfähigkeit (mittlerer Wert und normale Schwankungen)	Grenze der Regenerationsfähigkeit bei den einzelnen Abschnitten des Infusoriums		Grenze der Regenerationsfähigkeit bei den einzelnen Abschnitten des Infusorienleibes		
		Vorderabschnitt	Mitte	Hinterabschnitt	Vorderabschnitt	Hinterabschnitt
Spirostomum ambiguum Ehrbg.	$^1/_{61}$ des Volumens des betreffenden Infusoriums (Schwankungen von $^1/_{53}$—$^1/_{60}$)	$^1/_{56}$	$^1/_{68}$	$^1/_{67}$	—	—
Dileptus anser O. F. M.	$^1/_{72}$ des Volumens des betreffenden Infusoriums (Schwankungen zwischen $^1/_{70}$—$^1/_{75}$)	$^1/_{70}$	$^1/_{72}$	$^1/_{73}$	$^1/_{70}$	$^1/_{57}$
Bursaria truncatella O. F. M.	$^1/_{35}$ des Volumens des betreffenden Infusoriums (Schwankungen zwischen $^1/_{30}$—$^1/_{45}$)	—	—	—	$^1/_{36}$	$^1/_{37}$
Frontonia leucas Ehrbg.	$^1/_5$ des Volumens des betreffenden Infusoriums (Schwankungen zwischen $^1/_4$—$^1/_5$)	—	—	—	—	—

Aus der Tabelle ist zu ersehen, daß *Dileptus* mit seiner hohen Regenerationsfähigkeit an erster Stelle steht. Ihm folgen in dieser Beziehung *Spirostomum* und *Bursaria,* ganz auffallend ist dann der Abstand, in dem *Frontonia* die Reihe abschließt. Wenn wir nun nach den Ursachen forschen, die diese überraschende Beschränktheit der Regenerationsfähigkeit bei *Frontonia* bedingen könnte, so bietet sich wohl ein Anhaltspunkt in den morphologischen Eigentümlichkeiten unserer Versuchsobjekte; die drei Infusorien, die hohe Re-

generationsfähigkeit aufweisen, gehören der Gruppe der polynuclearen (oder zu den mit einem langen, durch den ganzen Körper sich erstreckenden Kern ausgestatteten) Infusorien an. *Frontonia* dagegen besitzt nur einen Kern von sehr mäßigem Umfang. Wenn wir nun auch bei den drei Repräsentanten der ersten Gruppe vergleichende morphologische Betrachtungen anstellen, so finden wir, daß bei *Spirostomum* und *Dileptus* die Anlage des Kernapparates eine weniger konzentrierte ist als bei *Bursaria*; dementsprechend sind bei den beiden ersten Arten auch die Grenzen des Regenerationsvermögens weitere als bei der letzteren.

Dieser Sachverhalt läßt uns die Überzeugung gewinnen, daß der Grad der Regenerationsfähigkeit bei Infusorien in bedeutendem Maße durch die morphologischen Eigentümlichkeiten des Kernes bedingt sind.

Kapitel IV.

Über die Kraft der Regenerationsfähigkeit.

Bereits in dem geschichtlichen Überblicke wurde erwähnt, daß nicht alle Protisten mit der gleichen Schnelligkeit regenerieren. Es gibt solche, die Eingebüßtes im Laufe von einigen Stunden wieder aufbauen. Andere bedürfen zur Regeneration 1—2 Tage, bisweilen Wochen. Es ist also die Intensität der Regeneration bei den einzelnen Protozoen eine verschiedene. Nun entsteht die Frage über die Beziehungen zwischen dem Umfange und Stammort des Teilstückes und der Intensität seiner Regenerationsfähigkeit. Es gilt zu erforschen, welche Teilstücke schneller (intensiver) regenerieren — größere oder kleinere, den mittleren oder den äußeren Körperabschnitten entstammende Teilstücke. Die in der einschlägigen Literatur vertretenen, diesen Punkt betreffenden Ansichten sind geteilt. Die einen (z. B. Gruber) nehmen an, daß die Größe des Teilstückes keinen Einfluß auf die Intensität (Schnelligkeit) der Regeneration hat. Andere wieder (Balbiani, Morgan) sind der Meinung, daß das Tempo der Regeneration eines Teilstückes durch dessen Größe und Länge bedingt wird. Dieser Ansicht pflichtete auch ich auf Grund meiner Versuche bis zu einem gewissen Grade bei (B. Sokoloff 1913).

Versuche mit *Spirostomum ambiguum* Ehrbg.

Meine Untersuchungen an *Spirostomum* sollten zuförderst darlegen, welcher Körperteil, der Vorder- oder Hinterteil der abgetrennten

Stücke, schneller regeneriere. Zu diesem Zwecke wurde von dem Infusorium — vorn oder hinten — ein Stück abgetrennt, das etwa $^1/_8$—$^1/_{10}$ der ursprünglichen Länge des Tieres betrug.

Diese Versuche ergaben, wie aus Tabelle V zu ersehen ist, daß das Abgetrennte nahezu gleich schnell wiederhergestellt wird, daß das Tempo der Regeneration nur in geringem Maße dadurch beeinflußt wird, daß einmal Stücke des Vorderteiles, dann wieder solche am Hinterteil abgetragen werden.

Tabelle V (*Spirostomum ambiguum* Ehrbg.).

Infusor-Länge	Länge der abgeschnittenen Stücke	Länge der Regenerationsstücke	Ist abgeschnitten (+)		Relative Größe der Regenerationsstücke	Regenerationsdauer
			Vorderende	Hinterende		Std.
2,2	0,2	2,0	+	—	0,91	3
2,3	0,25	2,0	+	—	0,87	5
1,9	0,21	1,65	+	—	0,86	4
2,5	0,27	2,23	+	—	0,89	5½
1,8	0,2	1,6	—	+	0,88	4½
1,7	0,15	1,5	—	+	0,88	4—4½
1,9	0,3	1,6	+	—	0,84	5
2,0	0,32	1,65	—	+	0,82	4
2,0	0,2	1,8	+	—	0,9	4
2,24	0.18	2,0	—	+	0,88	5½
2,1	0,2	1,9	—	+	0,9	4
2,2	0,2	2,0	+	—	0,9	3½
2,3	0,32	1,9	—	+	0,82	3½
2,3	0,35	1,95	+	—	0,84	3½
2,3	0,3	2,0	—	+	0,9	4
2,5	0,4	2,1	+	—	0,84	5
2,0	0,4	1,6	+	—	0,8	4½
2,0	0,41	1,58	+	—	0,79	7
1,82	0,4	1,4	+	—	0,77	5
1,5	0,3	1,2	—	+	0,8	4
1,7	0,32	1,35	—	+	0,8	4
1,3	0,11	1,2	—	+	0,92	3
1,25	0,3	0,95	+	—	0,72	5½
1,3	0,32	0,98	—	+	0,74	5
1,2	0,3	0,9	+	—	0,75	6
1,0	0,31	0,7	—	+	0,7	5½
1,1	0,3	0,8	—	+	0,7	7
1,0	0,28	0,7	+	—	0,7	5
0,9	0,3	0,6	+	—	0,67	5

Die angeführte Tabelle liefert uns folgende interessante Aufschlüsse: die durchschnittliche Dauer der Regeneration für sämtliche (in die Tabelle aufgenommen) Versuche beträgt für Infusorien mit abgetragenem Vorderende 4,8 Stunden, für Infusorien mit entferntem Hinterende 4,6, das will heißen, daß die Regeneration bei Infusorien der ersten Serie im Mittel 4 Std. 48 Min. beanspruchte, bei Tieren

der zweiten Serie durchschnittlich nach 4 Std. 36 Min. abgeschlossen war. Die erhaltenen Werte gestatten wohl den Schluß, daß der Wiederaufbau abgetragener Teile am Vorder- wie am Hinterende mit der nämlichen Schnelligkeit bewerkstelligt wird, daß die Regeneration in beiden Fällen annähernd gleichlange Zeit beansprucht; die Tabelle ergibt folgende Mittelwerte:

für die Regeneration von Infusorien, deren relative Größe gleich oder größer ist als 0,9	3,4=3 Std. 24 Min.,
für regenerierende Infusorien, deren relativer Größenindex zwischen 0,8 und 0,9 liegt	4,4=4 Std. 24 Min.,
endlich für regenerierende Infusorien, deren relativer Größenindex zwischen 0,6 und 0,8 liegt	5,5=5 Std. 30 Min.,

speziell für Infusorien mit abgetragenem Vorderende sind die entsprechenden Durchschnittswerte 3,6, 4,4, 5,5; für Individuen mit entferntem Hinterteile lauten die betreffenden Durchschnittswerte 3,3, 4,3, 5,4.

Die folgende Reihe von Versuchen an *Spirostomum* war derart angeordnet, daß die Infusorien in mehrere verschieden große Stücke zertrennt wurden; die Stücke wurden gemessen und regenerierten. Die Regenerationsdauer wurde mit möglichster Genauigkeit notiert.

Die Wiedergabe der betreffenden Versuchstabelle in extenso erscheint wohl entbehrlich, da die diesbezüglichen Versuche zu einem Teil bereits in anderen Tabellen (I u. V) angeführt werden. Aus Tabelle V ist zu ersehen, daß die Regenerationsdauer von Teilstücken, die mehr als die Hälfte des ursprünglichen Volumens betragen, im Durchschnitt $4^1/_2$ Stunden ausmacht. Weiterhin regenerieren Teilstücke, die $^1/_3$, $^1/_5$, $^1/_{10}$ usw. bis zu $^1/_{25}$ des ursprünglichen Volumens des Infusoriums ausmachen, annähernd in der gleichen Zeit, im Mittel im Laufe von $5^3/_4$ Stunden.

Die einzelnen Durchschnittswerte sind folgende:

(12 Versuche)	Größe der Teilstücke von	$^1/_3$—$^1/_{10}$,	Regenerationsdauer	5 Std.	30 Min.
(10 Versuche)	„ „ „ „	$^1/_{10}$—$^1/_{20}$,	„	5 „	40 „
(14 Versuche)	„ „ „ „	$^1/_{20}$—$^1/_{30}$,	„	6 „	

Über die Regenerationsintensität von *Spirostomum*-Teilstücken unter $^1/_{30}$ des Volumens gibt uns Tabelle I Aufklärung.

Es erweist sich da, daß Teilstücke, die $^1/_{30}$ oder weniger (bis zu $^1/_{60}$) des ursprünglichen Volumens betragen, bedeutend langsamer regenerieren. Im Durchschnitt beansprucht die Regeneration 12 Stunden. Auf Grund sämtlicher uns zu Gebote stehender Ergebnisse vermögen wir eine Tabelle der „durchschnittlichen Regenerationsdauer“ aufzustellen.

Es ist dies Tabelle VI, die mehr oder minder klar die Abhängigkeit der Regenerationsdauer von der Größe der Teilstücke veranschaulicht. Es darf jedoch nur von einer „wahrscheinlichen Abhängigkeit“ die Rede sein, da die erhaltenen Werte es nicht ermöglichen, scharfe und bestimmte Grenzen zu ziehen. Aus den Versuchen ist zu ersehen, daß alle Teilstücke überhaupt gemäß des Schnelligkeitsgrades ihrer Regeneration in drei Gruppen eingeteilt werden können. Zur ersten Gruppe mit einer Regenerationsdauer von weniger als 5 Stunden gehören Teilstücke, die mehr els $^3/_4$ des ursprünglichen Volumens betragen. Es erweist sich hierbei, daß, je bedeutender die relative Größe des Regenerators, desto kürzer seine Regenerationsdauer, desto schneller ist dieselbe abgeschlossen.

Tabelle VI.

Relative Größe der Teilstücke des *Spirostomum*	Regenerationsdauer	
	Std.	Min.
von $^9/_{10}$	3	30
„ $^8/_{10}$—$^9/_{10}$	4	30
„ $^6/_{10}$—$^8/_{10}$	5	30
„ $^1/_{10}$—$^6/_{10}$	5	30
„ $^1/_{20}$—$^1/_{10}$	5	40
„ $^1/_{30}$—$^1/_{20}$	6	—
kleiner als $^1/_{30}$	12	—

In die zweite Gruppe gehören Teilstücke, deren relative Größe von dem geringen Werte $^1/_{30}$ bis zu dem bedeutenden von $^3/_4$ schwankt. Hier ist also die interessante Tatsache festzustellen, daß Teilstücke von dermaßen verschiedener, wie relativer so auch absoluter Größe annähernd während der gleichen Zeitspanne, in ca. 5—6 Stunden, regenerieren.

In die dritte Gruppe, die eine bedeutend verzögerte Regeneration kennzeichnet, sind diejenigen aufzunehmen, deren relative Größe weniger als $^1/_{30}$ beträgt. Und wiederum (s. Tabelle VI) ist hier eine gewisse Abhängigkeit der Regenerationsdauer von der Größe des Teilstückes festzustellen. Je kleiner das Teilstück, desto längerer Zeit bedarf es zum Wiederaufbau, desto länger verweilen derartige Teilstücke im Stadium des „labilen Gleichgewichts“, desto später tritt die „eigentliche Regeneration“ ein.

Es entsteht also die interessante Aufgabe, die Abhängigkeit der Regenerationsdauer (falls solch eine Abhängigkeit existiert) von der relativen und absoluten Größe der Infusorienteilstücke zu erforschen.

Über die Bedeutung der absoluten Größe der Teilstücke ver-

mögen wir nur wenig auszusagen. Meine Versuche bieten keine Anhaltspunkte für ein Urteil über die Bedeutung und den Einfluß der absoluten Größe auf die Regenerationsdauer desselben. Augenscheinlich, und auch die weitaus größte Mehrzahl meiner Versuche spricht dafür, entbehrt die absolute Größe des Teilstückes in dieser Beziehung jeglicher wesentlichen Bedeutung. Was nun die Abhängigkeit der Regenerationsintensität von der relativen Größe der Teilstücke anbetrifft, so darf wohl als erwiesen gelten, daß Teilstücke, die eine bestimmte relative Mindestgröße ($^1/_{30}$) überschreiten, in annähernd gleichlanger Zeit regenerieren.

Teilstücke, deren relative Größe sehr beträchtlich ist (über $^3/_4$), regenerieren besonders schnell.

Für Teilstücke, deren relative Größe kleiner ist als $^1/_{30}$, gilt die bereits oben erwähnte Regel: je geringer die relative Größe des Teilstückes ist, desto mehr Zeit beansprucht seine Regeneration.

Diese Tatsachen lassen sich sehr wohl unter Zuhilfenahme der von uns als Arbeitshypothese aufgestellten Annahme eines „labilen Gleichgewichts“ erklären.

In einem der voraufgegangenen Kapitel der vorliegenden Arbeit wies ich darauf hin, daß auf Grund meiner Beobachtungen und Versuche die Annahme eines besonderen, bei Infusorienteilstücken von hinreichend geringer Größe vorliegenden Zustandes des „labilen Gleichgewichts“ wohl gerechtfertigt erscheint. Dieser Zustand geht, meinen Beobachtungen zufolge, der Regeneration oder dem Absterben voraus und ist der Ausdruck einer unzureichenden Lebensfähigkeit dieser Teilstücke. Es ist also der Zustand von Teilstücken, die noch hinreichend lebensfähig sind, um nicht zu sterben und gleichzeitig nicht stark und lebensfähig genug, um zu regenerieren. Je kleiner das Teilstück, um so länger verharrt es in der Regel in diesem Zustande des labilen Gleichgewichts. Das Vorliegen des labilen Gleichgewichtszustandes bei kleinen Teilstücken gestattet uns ohne jegliche Schwierigkeiten, für die in diesem Kapitel angeführten Tatsachen eine genügende Erklärung zu finden. Teilstücke, die mehr betragen als $^1/_{30}$ des ursprünglichen Volumens, sind in so hohem Grade lebensfähig, daß der Zustand des „labilen Gleichgewichts“ bei ihnen sehr bald, allenfalls in wenigen Minuten, überwunden ist. Der Regenerationsprozeß selbst verläuft aber bei den Teilstücken der verschiedensten Größe in annähernd gleichlanger Zeit. Sehr kleine Teilstücke (unter $^1/_{30}$ des ursprünglichen Volumens) erweisen sich als mit dermaßen herabgesetzter Lebensfähigkeit ausgestattet, daß die Regeneration erst nach geraumer Zeit einsetzen

kann. Dieser Zeitraum wird von mir als Dauer des labilen Gleichgewichtszustandes aufgefaßt. Der eigentliche Regenerationsprozeß verläuft auch in diesem Falle mit der gleichen Schnelligkeit (siehe Kapitel I). Es leuchtet ein, daß, je kleiner das zum Versuche angewandte Teilstück ist, desto geringer seine Lebensfähigkeit, desto langwieriger das Stadium des labilen Gleichgewichts. All diese Betrachtungen ermöglichen die nachstehenden Schlußfolgerungen:

Die Schnelligkeit, mit der die Regeneration erfolgt, hängt nur bei hinreichend kleinen Regeneratoren von der (relativen) Größe derselben ab. Jegliche Teilstücke, die größer sind als $^{1}/_{30}$ des ursprünglichen Volumens des Infusoriums, regenerieren in annähernd gleich langer Zeit. Dieses eigenartige Verhalten findet in dem bei sehr kleinen Teilstücken (unter $^{1}/_{30}$ des ursprünglichen Volumens) statthabenden, längere oder kürzere Zeit währenden Stadium des „labilen Gleichgewichts seine Erklärung.

Je (relativ) kleiner das betreffende Teilstück, je anhaltender folglich der Zustand des labilen Gleichgewichts, desto langsamer der Verlauf der Regeneration.

Versuche mit *Dileptus anser.*

Die Anordnung der Untersuchungen über die Regenerationsfähigkeit bei *Dileptus* war die nämliche wie bei den Versuchen an *Spirostomum.* Auch hier war ich vorerst bemüht festzustellen, welcher Teil des Infusorienleibes mit größerer Geschwindigkeit zum vollständigen Individuum regeneriere: ob das vordere, mittlere oder hintere Segment hierin ein von den anderen Teilen abweichendes Verhalten zutage treten lasse. Zu diesem Behufe wurden an den entsprechenden Stellen Stücke, die annähernd $^{1}/_{8}$ oder $^{1}/_{10}$ des Gesamtvolumens ausmachten, abgetrennt. Die Ergebnisse dieser Versuche sind in der nachstehenden Tabelle VII zusammengestellt. Ich muß jedoch darauf hinweisen, daß die Versuche an Teilstücken, die untergingen und sich bei der histologischen Untersuchung kernlos erwiesen, selbstredend nicht in die Tabelle aufgenommen wurden. An dieser Stelle werden ausschließlich diejenigen Versuche erwähnt, deren Objekte kernhaltige Teilstücke vorstellten. In dem Kapitel über die Grenzen der Regenerationsfähigkeit bei den einzelnen Infusorien erwähnen wir, daß, wenn bei *Dileptus* die Grenzen der Regenerationsfähigkeit für sämtliche Abschnitte des Leibes gleich hoch sich erweisen, hingegen *Spirostomum* als Infusorium zu bezeichnen ist, dessen einzelne Körperabschnitte bezüglich der Grenzen der Regenerationsfähigkeit beträchtliche qualitative Unterschiede aufweisen.

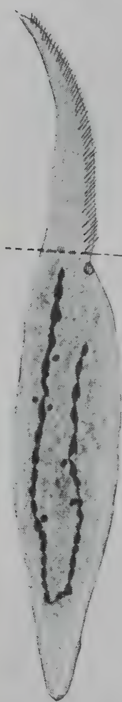
In bezug auf die Intensität der Regenerationsfähigkeit gelangen wir jedoch zu einem anderen Ergebnis. Wir überzeugten uns bereits davon, daß *Spirostomum* mit der gleichen Schnelligkeit aus einem beliebigen Abschnitte seines Leibes wieder gebildet wird, Bedingung ist nur das Vorhandensein von Kernsubstanz im Regenerator. Die Versuche an *Dileptus* ergaben einen von dem eben erwähnten gänzlich abweichenden Befund. Die in Tabelle VII angeführten Versuche offenbaren mit hinreichender Anschaulichkeit und Klarheit, daß zwischen der Regeneration oder, genauer, dem Tempo des Regenerationsvorganges und dem Ursprungsort des Teilstückes ein Zusammenhang besteht.

Tabelle VII (*Dileptus anser*).

Infusor-Länge	Länge der abgeschnittenen Stücke	Länge der Regenerationsdauer	Relative Größe der Regenerationsdauer	Ist abgeschnitten (+)		Regenerationsdauer	
				Vorderende	Hinterende	Std.	Min.
1,3	abg. d. Rüssel	1,3	1	+	—	1	30
1,1	»	1,05	0,95	+	—	1	20
1,1	»	1,1	1	+	—	2	—
1,0	»	0,97	0,97	+	—	1	40
1,2	»	1,1	0,92	+	—	1	30
1,3	»	1,2	0,97	+	—	2	—
1,0	»	1,0	1,0	+	—	1	50
0,9	»	0,9	1,0	+	—	1	45
1,1	0,2	0,9	0,82	+	—	3	—
1,2	0,2	1,0	0,83	+	—	2	40
1,2	0,3	0,9	0,75	+	—	2	30
1,3	0,3	1,0	0,85	—	+	2	30
1,0	0,15	0,85	0,85	+	—	2	45
0,9	0,1	0,8	0,9	—	+	2	15
0,8	0,2	0,6	0,75	—	+	2	—
0,85	0,3	0,55	0,65	—	+	2	30
0,93	0,3	0,63	0,67	+	—	3	—
1,1	0.35	0,75	0,68	+	—	2	50
1,2	0,3	0,9	0,75	—	+	2	25
1,2	0,4	0,8	0,66	—	+	2	35
1,2	0,4	0,8	0,66	—	+	2	25
1,3	0,4	0,9	0,7	+	—	2	45
1,4	0,45	0,95	0,68	+	—	3	—
1,1	0,4	0,7	0,64	+	—	3	—
0,9	0,45	0,45	0,5	—	+	2	45
1,0	0,4	0,6	0,6	—	+	3	—
1,1	0,35	0,75	0,68	+	—	3	—
1,2	0,4	0,8	0,66	—	+	2	50
1,1	0,5	0,6	0,55	+	—	3	15

Es erweist sich also, im Gegensatz zu der bei *Spirostomum* festgestellten Aquoqualitativität des Leibes, daß der Leib des *Dileptus* in bezug auf Regenerationsintensität ein qualitativ differentes System

darstellt. Gewisse Körperabschnitte dieses Infusoriums erweisen sich als intensive Regeneratoren, regenerieren schnell, andere bekunden eine nur geringe Regenerationskraft. In Tabelle VII wurden nur Versuche an umfangreichen, d. h. die Hälfte oder noch einen größeren Teil des Gesamtvolumens betragenden Teilstücken aufgenommen. Der Zweck dieser Versuche war nachzuweisen, welcher Körperabschnitt — der hintere oder der vordere — intensiver, d. h. mit größerer Geschwindigkeit regeneriere. In den acht an erster Stelle in Tabelle VII angeführten Versuchen studierte ich speziell die Regeneration der Rüssel. Zu diesem Zwecke wurde der Rüssel in einigem Abstande von der Mundlinie abgetrennt (Textfig. M). In der Regel erwies sich bei diesem Schnitt der Rüssel kernlos und ging, da er also der wesentlichen Vorbedingung der Lebensfähigkeit nicht genügte, zugrunde. Was den Leib des Infusoriums anbetraf, so regenerierte derselbe den eingebüßten Rüssel schnell. Wie die Zahlenwerte in Tabelle VII erkennen lassen, handelte es sich bei der Neubildung des Rüssels um eine Frist von $1^1/_2$—2 Stunden. Jedenfalls erwies sich der Rüssel nach Ablauf von 2 Stunden bis auf seine ursprüngliche Gestalt wiederhergestellt. Hierbei ist noch zu bemerken, daß bei partieller, nicht totaler Abtragung des Rüssels die Regeneration noch schneller vonstatten ging, je kleiner der eingebüßte Teil, um so kürzer die Dauer des Ersetzungsvorganges. Der betreffende Durchschnittswert, den diese Versuche (siehe Tabelle) ergaben, beträgt 1,7, d. h. 1 Std. 42 Min. In den weiteren Versuchen wurden beträchtlichere Teile des Infusorienleibes $^1/_{10}$, $^1/_8$ usw. abgetrennt. Hier gelangen wir zu folgendem Ergebnis: Individuen, von denen Teile, die $^1/_4$ des Gesamtvolumens nicht überschreiten, abgetrennt wurden, regenerieren durchschnittlich in 2,5 Stunden. Wird ein größerer Teil ($^1/_4$—$^1/_2$ des Gesamtvolumens) entfernt, so tritt mäßige Verzögerung der Regeneration ein, der vollständige Wiederaufbau beansprucht im Mittel 3 Stunden, Es übt also die Größe des abgetragenen Teiles einen gewissen Einfluß auf das Tempo der Regeneration aus. Wenn wir nun den Durchschnittswert aller in Tabelle VII enthaltenen Zeitangaben berechnen, so erweist sich derselbe gleich 2,83 (d. h. 2 Std. 50 Min.). Vorbedingung der Versuche war eine nicht weniger als $^1/_2$ des Gesamtvolumens der betreffenden Infusorien betragenden Größe des Regenerators.


Textfig. M.

Wenn wir nun der Frage von der Lokalisation des Regenerationsvermögens uns zuwenden, so ergibt sich folgendes: Wird der vordere Teil des Infusorienleibes abgetragen, so daß der hintere Teil den Regenerator darstellt, dann verläuft der Wiederherstellungsprozeß (im Durchschnitt von allen Versuchen) in 3 Std. 5 Min. Wenn jedoch das Hinterteil des Infusoriums abgetrennt wird und der vordere Abschnitt seines Körpers regeneriert, so erweist sich die Regenerationsdauer durchschnittlich nur 2 Std. 40 Min. lang. Es regeneriert also der vordere Abschnitt bei *Dileptus* ein wenig schneller zum vollständigen Tier, als ein entsprechender, relativ gleichgroßer hinterer Abschnitt des nämlichen Infusoriums. Es ist ja dieser Unterschied im Regenerationstempo nicht schroff und augenfällig, doch ist sein Bestehen jedenfalls als hinreichend erwiesene Tatsache zu bezeichnen. Mit besonderer Klarheit veranschaulichen die letzten in Tabelle VII angeführten Versuche den zwischen dem Vorder- und Hinterabschnitt des *Dileptus*-Leibes hinsichtlich der Regenerationsintensität bestehenden Unterschied. Hier überzeugen wir uns davon, daß bei einer Zertrennung in zwei vollständig gleichgroße Teile der Organismus das *Dileptus* sich durchaus nicht als qualitativ homogen erweist. Der vordere Abschnitt des Infusoriums offenbart sich stets als Träger einer intensiveren Regenerationsfähigkeit, stets regeneriert er in schnellerem Tempo.

Die in Tabelle VIII enthaltenen Angaben gestatten es, nachstehende Schlüsse zu folgern:

1. Je bedeutender die relative Größe des Regenerators ist, um so größer ist die ihm eigene Regenerationsfähigkeit, um so schneller regeneriert er also zum vollständigen Tiere.

2. In betreff der Beziehungen zwischen dem Herkunftsort des Teilstückes und seiner Regenerationsfähigkeit ergeben sich folgende interessante Tatsachen: ist das Volumen der Teilstücke nicht zu gering (mehr als $^1/_{60}$ des Gesamtvolumens), so regenerieren dem Vorderende des Infusoriums entstammende Stücke schneller, als entsprechende dem Mittel- oder Hinterabschnitte entstammende Teilstücke. Dieses Verhalten tritt besonders bei umfangreichen (die Hälfte oder einen größeren Teil des Gesamtvolumens betragenden) Teilstücken zum Vorschein.

3. Sehr kleine Teilstücke regenerieren in annähernd gleich langer Zeit zum vollständigen Infusorium, der Abstammungsort dieser sehr kleinen Teilstücke (Vorder-, Mittel und Hinterabschnitt) des Infusorienleibes hat auf das Tempo der Wiederherstellung keinen Einfluß.

Tabelle VIII (*Dileptus anser*).

Relative Größe der Regenerationsstücke	Regenerationsstücke sind operiert aus (+)			Regenerationsdauer
	Vorderende des Infusors	Mittel des Infusors	Hinterende des Infusors	
Rüssel ist abgeschnitten	—	—	—	1 Std. 45 Min.
von $^{9}/_{10}$—$^{1}/_{2}$	+	+	—	2 „ 40 „
	—	+	+	3 „ 05 „
	+	—	—	4 „ — „
„ $^{1}/_{2}$—$^{1}/_{10}$	—	+	—	4 „ 20 „
	—	—	+	4 „ 40 „
	+	—	—	4 „ 30 „
„ $^{1}/_{10}$—$^{1}/_{20}$	—	+	—	5 „ 30 „
	—	—	+	5 „ 40 „
	+	—	—	5 „ 40 „
„ $^{1}/_{20}$—$^{1}/_{40}$	—	+	—	6 „ 10 „
	—	—	+	6 „ 20 „
	+	—	—	7 „ 30 „
„ $^{1}/_{40}$—$^{1}/_{60}$	—	+	—	8 „ 15 „
	—	—	+	8 „ 30 „
	+	—	—	8 „ 45 „
„ $^{1}/_{60}$—$^{1}/_{80}$	—	+	—	8 „ 50 „
	—	—	+	9 „ — „
weniger als $^{1}/_{70}$	siehe Tabelle II.			

Es hängt also die Intensität der Regenerationsfähigkeit bei den Infusorien *Spirostomum* und *Dileptus* von der (relativen) Größe der Regeneraten ab. Je größer der letztere ist, um so schneller regeneriert er zum vollständigen Individuum. Kleine Teilstücke bedürfen längere Zeit bis zum Abschluß des Wiederherstellungsprozesses. Bei sehr kleinen Teilstücken ist die Intensität der Regenerationsfähigkeit beträchtlich herabgesetzt oder gleich Null. Wenn das letztere der Fall ist, so geht das Teilstück nach Ablauf des Stadiums des „labilen Gleichgewichts“ zugrunde.

Kapitel V.

Kernplasmarelation und Regeneration der Protozoen.

Die in den beiden vorhergehenden Kapiteln geschilderten Versuche bieten nur nacktes Tatsachenmaterial, das der Erläuterung und Deutung bedarf.

Einerseits sehen wir da ein Infusorium mit nur sehr geringem Regenerationsvermögen. Es ist dies die *Frontonia*. Andererseits

Infusorien, deren Regenerationsvermögen wohl innerhalb gewisser Grenzen schwankt, sich jedoch stets mehr oder weniger bedeutend erweist; zur zweiten Kategorie zählen *Spirostomum*, *Dileptus* und *Bursaria*.

Es seien an dieser Stelle die von anderen Autoren festgestellten Tatsachen erwähnt. Sorgfältige Untersuchungen amerikanischer Biologen haben ergeben, daß beim *Paramaecium* die Grenze der Regenerationsfähigkeit sehr tief liegt und annähernd den bei der *Frontonia* beobachteten Verhältnissen entspricht. Lillie und Morgan bestätigen wiederum, daß der *Stentor* ein hochgradiges Regenerationsvermögen besitzt, das vielleicht dem des *Spirostomum*, des *Dileptus* und der *Bursaria* gleichkommt.

Auf diese Weise wird es möglich, die Infusorien in zwei gesonderte Gruppen zu scheiden, deren jede durch ihr Verhalten der Merotomie gegenüber und durch qualitative wie auch quantitative Unterschiede des Regenerationsvermögens gekennzeichnet wird. Die einfache cytologische Analyse dieser beiden Infusoriengruppen ergibt jedoch, daß die Ursache hier in der verschiedenen Anlage des Kernapparates zu suchen ist. Die erste Gruppe ist mit einem umfangreichen Macronucleus ausgestattet, während bei der zweiten der Macronucleus multipel ist oder rosenkranzartig sich durch den ganzen Leib erstreckt. Es ist ganz natürlich und wird durch rein technische Verhältnisse bedingt, daß z. B. bei *Frontonia* oder bei *Paramaecium* hinreichend kleine Stücke überhaupt nicht abgetrennt werden können. Während der Schnittführung quillt der Kern (Peebles) hervor, zerfällt und entgeht auf diese Weise dem Experiment. Bei meinen Versuchen mit *Frontonia* mißlang mir auch stets das Unternehmen, kleine kernlose Stücke des Infusorienleibes abzulösen. Daraufhin begann ich, dem Medium, das die Infusorien enthielt, für die Dauer der Operation Spuren von Chlorcalcium zuzusetzen, dieses wirkte bis zu einem gewissen Grade adstringierend auf die Oberflächenschicht der entblößten Wunde. Dieses Verfahren ermöglichte es nur in vier Fällen von im ganzen 10 Versuchen, Stücke zu gewinnen, die annähernd $^1/_{15}$ des ursprünglichen Volumens des Infusoriums betrug. In allen übrigen Fällen gingen die losgetrennten Stücke noch am nämlichen Tage zugrunde. Das Schicksal der untersuchten Bruchstücke war nachfolgendes:

B r u c h s t ü c k A. Behielt nach Ablauf von 48 Stunden nach der Operation die ursprüngliche runde Gestalt, rotierte an einer Stelle, wies keinerlei Regenerationsanzeichen auf. Wurde im Verlauf der 50. Stunde nach dem Verfahren von Meves fixiert und mit

Eisenhämatoxylin gefärbt (Taf. 8 Fig. 5). Das Kernfragment nimmt ca. $^{2}/_{3}$ des Zellvolumens ein, Regenerationsanzeichen sind nicht wahrnehmbar, jedoch auch keinerlei augenfällige Depressionssymptome.

Bruchstück B. Gleichfalls nach Verlauf von 2 mal 24 Stunden nach dem Beginn des Versuches fixiert. Keinerlei Regenerationsanzeichen. Der Kern erfüllt nahezu die ganze Zelle und ist etwas gelockert.

Bruchstück C. 64 Stunden nach der Operation weist es keinerlei Anzeichen eines Wiederaufbaues auf. Das Fragment hatte rundliche Gestalt und rotierte an einer Stelle. Das fixierte Bruchstück läßt einen gequollenen und Depressionszeichen tragenden Kern erkennen (Taf. 8 Fig. 6).

Bruchstück D. Wurde am 4. Tage fixiert — bereits ausgeprägte Vakuolenbildung im Plasma; die Kernsubstanz ist in Auflösung begriffen, verteilt sich über die gesamte Zelle, auch in derselben treten kleine Vakuolen auf.

In sämtlichen 4 Präparaten war Kernsubstanz in großer Menge vorhanden, die fast die gesamte Zelle ausfüllte. Obwohl in allen Bruchstücken auch Kernfragmente vorhanden waren, kam es dennoch zu keiner Regeneration. Woran sollte dies nun liegen? Diese Erscheinung steht in inniger Beziehung zur Störung der Kernplasmarelation in den Bruchstücken. Diese von mir an der Hand meiner Versuche an *Frontonia* wahrgenommenen Tatsachen waren die Veranlassung zur Vornahme einer weiteren Reihe von Experimenten, die die zur Regeneration erforderliche Gestaltung der Wechselbeziehungen zwischen Kern und Zelle feststellen sollten.

R. HERTWIG[1]) hat die Grundsätze der Kernplasmarelation festgelegt. Er sagte, „daß wie bei allen physikalischen und chemischen Vorgängen, so auch bei den Lebensprozessen ein gewisses Massenverhältnis gewahrt sein muß. Und so muß auch bei den Lebensprozessen der Zelle ein bestimmtes Massenverhältnis von Protoplasma und Kernsubstanz vorhanden sein, ein Verhältnis, für welches ich den Namen Kernplasmarelation eingeführt habe“. Und des weiteren: „daß die Kernplasmarelation nicht nur ein bedeutsamer Faktor im

[1]) R. HERTWIG: Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. Bd. 1 1902.

—: Über physiologische Regeneration bei Actinosphaerium Eichhorni. Festschrift f. E. HAECKEL. Jena, G. Fischer.

—: Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1 1908.

Zellenleben ist, sondern auch ein Faktor, welcher eine exakte Bestimmung gestattet".

Wachstum und Fortpflanzung der Zelle stehen in unmittelbarem Zusammenhange mit den Wechselbeziehungen zwischen Kern und Zelle, zur Vakuolenbildung in Kern und Plasma, zu ihrem allmählichen Absterben. Die von R. Hertwig in bezug auf das Wachstum und die Teilung der Zelle festgelegten Grundsätze müssen auch auf die Regenerationsvorgänge anwendbar sein.

In den von mir im geschichtlichen Überblick zitierten Arbeiten berühren M. Popoff (1908) und Calkins (1911) diese Frage nur fragmentarisch. Sie erörtern einzelne die Teilung und Regeneration beeinflussende Momente. So sagt Popoff in betreff der nach Abtragung eines Teiles des Protoplasmas zu einem Zeitpunkt, wo der Kern sich im Stadium des funktionellen Wachstums befand, obwaltenden Verhältnissen: „Um sich teilen zu können, muß das Tier durch neues Anwachsen des Protoplasmas die für die Teilung nötige Kernplasmaspannung erreichen. In allen diesen Fällen fand ich in der Tat eine Verspätung der Teilung." Jedoch wiederum „sowie der Kern in das Teilungswachstum eingetreten ist, hat das Entfernen eines Teiles des Plasmas keinen Einfluß auf den Zeitpunkt der Teilung" (Popoff, Arch. f. Zellforsch. Bd. 1). Dabei heißt es weiterhin, „die durch die Operation entstandenen kleinen Tiere bleiben ziemlich lange Zeit am Boden des Gefäßes liegen und zeigen erst nach Verlauf eines Tages wieder lebhafte Bewegungen" (Ibid. p. 339).

Calkins hingegen gibt an, daß die Zelle keineswegs der völligen Regeneration bedarf, um die Teilung zu beginnen: „Sie kann regenerieren, ehe sie sich teilt."

Weder der eine, noch der andere dieser Autoren erörtert die Frage über den Einfluß der Dimensionen des im Teilstück enthaltenen Kernfragmentes auf die Regeneration des ersteren.

Balbiani nimmt an, daß die Masse der Kernsubstanz für den Regenerationsprozeß belanglos ist. Andererseits ist Prowazek der Ansicht, daß normale Wechselbeziehungen zwischen Kern und Plasma für die Regeneration unentbehrlich sind.

Im 3. und 4. Kapitel der vorliegenden Arbeit habe ich darauf hingewiesen, daß Teilstücke von einer bestimmten geringen Größe, ehe sie regenerieren, während eines gewissen, zuweilen recht großen Zeitabschnittes in einem Zustande des labilen Gleichgewichts verweilen. Es macht dies den Eindruck, als müsse das Teilstück enorme Anstrengungen leisten, um der gestörten inneren Harmonie Herr zu werden. Zuweilen gehen die Fragmente nach einem derartigen

Stadium des labilen Gleichgewichts zugrunde, oder aber sie regenerieren. Ein entsprechendes Verhalten zeigen auch größere Teilstücke. Es handelt sich dann um eine verzögerte Regeneration. Die cytologische Analyse dieser Teilstücke veranlaßt uns zu der Annahme, daß dem Quantum an Kernsubstanz im Regenerator, eine wesentliche Bedeutung zukommt. Diejenigen Teilstücke, die Kernsubstanz gegenüber dem Gehalte an Plasma in unverhältnismäßig großer Menge aufweisen, kurz die Teilstücke mit gestörter Kernplasmarelation besitzen ausnehmend geringe Lebensfähigkeit. Es seien hier einige für diese Verhältnisse in hohem Maße bezeichnende Versuche angeführt.

Versuch I. Als Versuchsobjekt dient ein kleineres Stück von *Bursaria*, das $^1/_{42}$ des ursprünglichen Volumens darstellt. Im Laufe der ersten 10 Stunden bleibt dieses Stück rund, führt an einer Stelle rotierende Bewegungen aus. Nach Verlauf von 18 Stunden nach Versuchsbeginn dehnt sich die Gestalt des Regenerators, es beginnt der Vorgang der Formbildung. In der 20. Stunde wird das Stück fixiert. Ein davon angefertigtes Mikrophotogramm (Taf. 9 Fig 7) läßt erkennen, daß die Kernregeneration bereits stattgefunden hat. Der Kern hatte hufeisenförmige Gestalt und der Längsachse parallele Lage angenommen. Peristombildung ist angedeutet (an dem Microphotogramm ist dies nicht zu erkennen). In diesem Falle war die Menge der Kernsubstanz nicht groß und die Kernplasmarelation entsprach annähernd derjenigen einer ausgewachsenen *Bursaria*.

Versuch 2. Ein kleines Stück einer *Bursaria*, etwa $^1/_{50}$ des ursprünglichen Volumens. Nach Verlauf von 28 Stunden verbleibt das Stück in dem Zustande, in den es unmittelbar im Anschluß an die Operation verfiel: die Form ist rundlich, Bewegung schwach, an einer Stelle rotierend. 29 Stunden nach Beginn des Versuches wird das Stück fixiert. Wie aus dem Microphotogramm zu ersehen (Taf. 8 Fig. 8), enthält das Segment sehr viel Kernsubstanz. Es ist weder Regeneration noch Desintegration daran zu erkennen.

Es besteht selbstredend eine enorme Störung der Kernplasmarelation.

Versuch 3. Das Objekt ist ein Stück *Bursaria*, das etwa $^1/_{30}$—$^1/_{35}$ des ursprünglichen Volumens darstellt. Nach Ablauf von 16 Stunden vermag man den Vorgang der Formbildung festzustellen. Während der 17. Stunde wird das Bruchstück fixiert. Das Mikrophotogramm (Taf. 9 Fig. 9) berechtigt zu dem Schlusse, daß der Regenerationsprozeß bereits im Gange war, wobei der Kern noch nicht seine endgültige wurstförmige Gestalt angenommen hatte. Es

ist sehr wenig Kernsubstanz vorhanden im Vergleiche zur Masse des Plasmas, so daß die Kernplasmarelation als herabgesetzt gelten darf.

Versuch 4. Ein kleines Stück *Bursaria*, etwa $^1/_{45}$ des ursprünglichen Volumens, weist nach Verlauf von 20 Stunden sämtliche Regenerationsanzeichen auf: die Körpergestalt nimmt die Umrisse einer normalen *Bursaria* an. Im Verlaufe der 20. Stunde nach Versuchsbeginn wird der Regenerator fixiert. Der Kern ist recht klein, hat sich wurstförmig gedehnt; beginnende Peristombildung ist zu erkennen.

Versuch 5. Ein Stück *Bursaria*, das $^1/_{30}$ des ursprünglichen Volumens entspricht; nach Verlauf von 2 mal 24 Stunden hat es immer noch kugelige Gestalt und befindet sich in rotierender Bewegung. Während der 56. Stunde fixiert. Zeigt keinerlei Regenerationsanzeichen. Viel Kernsubstanz, die regellos im Infusorienleib lagert (Taf. 9 Fig. 10).

Versuch 6. Ein weiteres Stück einer *Bursaria*, das $^1/_{32}$ des ursprünglichen Volumens betrug, verharrte im Laufe von 2 mal 24 Stunden im Zustande des labilen Gleichgewichts und blieb rund. Im Laufe des dritten Tages traten die ersten Regenerationsanzeichen auf. Wird während der 78. Stunde fixiert. Aus der Abbildung (Taf. 9 Fig. 11) ist zu ersehen, daß die Körperumrisse des Regenerators länglich ovale Gestalt angenommen haben; es ist viel Kernsubstanz vorhanden, ein kompakterer Teil derselben bildet einen wurstförmigen Kern, der im Plasma zerstreute Rest befindet sich sichtlich im Resorptionsstadium. Auch für dieses Teilstück ist die Anwesenheit von einer großen Menge Kernsubstanz bezeichnend.

Versuch 7. Ein *Bursaria*-Stück, das $^1/_{26}$ des ursprünglichen Volumens gleichkommt, läßt nach Ablauf von 3 mal 24 Stunden, während welcher es unausgesetzt im Zustande des labilen Gleichgewichts verblieb, die ersten Desintegrationsanzeichen erkennen. In fixiertem Zustande (Taf. 9 Fig. 12) weist dasselbe Vakuolenbildung im Kern und Plasma auf. Sehr viel Kernsubstanz, die nahezu die ganze Zelle ausfüllt. Es handelt sich um gestörte Kernplasmarelation.

Versuch 8. *Bursaria*-Bruchstück, das $^1/_{25}$ der ursprünglichen Größe beträgt. Die ersten Anzeichen einer Regeneration treten nach 28 Stunden auf. Während der 30. Stunde fixiert. Das Kernfragment ist winzig klein, zeigt das Bestreben, wurstförmige Gestalt anzunehmen.

Versuch 9. *Bursaria*-Bruchstück gleich $^1/_{28}$ des ursprünglichen Volumens, Regenerationsbeginn erst am dritten Tage. Viel Kern-

substanz. Ein Teil derselben hat sich in einzelne im Plasma zerstreute Klümpchen aufgelöst, der Rest stellt einen kompakten zweigliedrigen Körper dar, der annähernd in der Richtung der Längsachse des Tierleibes gedehnt erscheint.

Versuch 11, 13, 14, 15, 17, 18 bieten mit geringen Abweichungen eine Wiederholung der identischen Befunde, die bereits die anderen eben angeführten Versuche ergaben. In allen diesen Fällen erwies sich die große Menge von Kernsubstanz als regenerationshemmendes Moment.

Versuch 10, 12, 16 u. 20 zeitigten ein etwas anders geartetes Ergebnis. In diesen Versuchen war die Regeneration entweder unbedeutend oder verzögert, oder aber es blieb dieselbe überhaupt aus. Der Erörterung dieser Versuche ist das nachfolgende Kapitel gewidmet. Auf diese Weise verfügen wir über eine Reihe von Tatsachen, die es uns ermöglichen, die Natur des „labilen Gleichgewichts", das des öfteren im Verlaufe der Regeneration kleiner Teilstücke eintritt, zu eruieren. Der Regenerator, der einen geringen Bruchteil des erwachsenen Tieres darstellt, verharrt verschieden lange Zeit in einem Zustande, der weder Regeneration noch Desintegration vorstellt, in dem Zustande des labilen Gleichgewichts. Dabei kann dieser Zustand von verschiedenster Dauer sein. Zuweilen währt er einige Stunden, dann wieder einen vollen Tag, zwei Tage und darüber. Es ereignet sich nicht selten, daß kleinere Stücke in diesem „labilen Zustande" kürzere Zeit verweilen als größere Teilstücke. Die Ursache dieses verschiedenen Verhaltens, in gleicher Weise wie die des Verharrens im „labilen Zustande" überhaupt, ist in der Depression der Zelle zu suchen, die wiederum durch die Störung der Kernplasmarelation bedingt wird. Je kleiner das Stück ist, um so schwieriger gelingt ihm die Überwindung der Depression. Andererseits, je gröber die Störung der Kernplasmarelation, je krasser das Mißverhältnis zwischen der Masse des Kernes und derjenigen des Plasmas, um so schwerer der resultierende Depressionszustand, um so länger folglich das Stadium des labilen Gleichgewichts. Überwindet das Teilstück die Depression, schreitet es zur Regeneration — stets sind Wiederherstellung der Kernplasmarelation und Resorption der überschüssigen Chromatinsubstanz die Begleiterscheinungen dieses Geschehens.

Die Resorption wird auf verschiedene Art bewerkstelligt. Vorherrschend ist eine Zweiteilung des Kernes; ein Teil liefert dann den künftigen Kern des Infusoriums, der andere wird aufgelockert, zerfällt in kleine Schollen, die dann vom Plasma resorbiert werden.

In der Regel nimmt der Kern bereits recht frühzeitig die dem erwachsenen Tiere eigentümliche Kernform an, so daß wohl die Annahme berechtigt erscheint, daß die Kernregeneration der Formbildung vorangehe und die letztere bis zu einem gewissen Grade stimuliert.

In großen Stücken kehrt die gestörte Kernplasmarelation bald wieder zur Norm zurück, deshalb ist bei denselben der „Zustand des labilen Gleichgewichts“ von kurzer Dauer und verläuft gewissermaßen larviert.

So dürfen wir wohl, die im vorliegenden Kapitel angeführten Versuche zusammenfassend, sagen: „Das Stadium des labilen Gleichgewichts, das bei (sehr kleinen) Regeneratoren eintritt, kann von längerer oder kürzerer Dauer sein. Diese wird durch das Verhalten der Kernplasmarelation in den betreffenden Teilstücken bedingt, Stücke, die im Vergleich zur Plasmamasse unverhältnismäßig viel Kernsubstanz enthalten im Verhältnis, regenerieren schwieriger als solche, deren Kernplasmarelation erhalten blieb.“

„Der Regeneration von Teilstücken mit gestörter Kernplasmarelation geht eine Resorption der überschüssigen Kernsubstanz voraus.“

„Hat die Kernplasmarelation eine schwere Störung erlitten, so folgt dem Stadium des labilen Gleichgewichts keine Regeneration, sondern es kommt zur Desintegration.“

Bei großen Stücken macht die gestörte Kernplasmarelation sehr bald wieder normalen Verhältnissen Platz.

Kapitel VI.

Weshalb regenerieren sehr kleine Kernfragmente nicht?

Nachdem Frank R. Lillie sich davon überzeugte, daß kleine Stentorfragmente — weniger als $^1/_{27}$ — auch bei vorhandenem Kern nicht regenerieren, fahndete er nach der Ursache dieser Erscheinung. Er nimmt an: „There is probably for each species of animals a minimal mass of definite size convisding of nucleus and cytoplasm within wich the organisation of the species con just find its latent expression. This is the minimal organisation mass“ (Journ. of Morph. 1897 p. 249). Hierbei stellt er die hier obwaltenden Verhältnisse in Parallele denjenigen, die für die Grenzen der Regenerationsfähigkeit bei Eiern maßgebend sind.

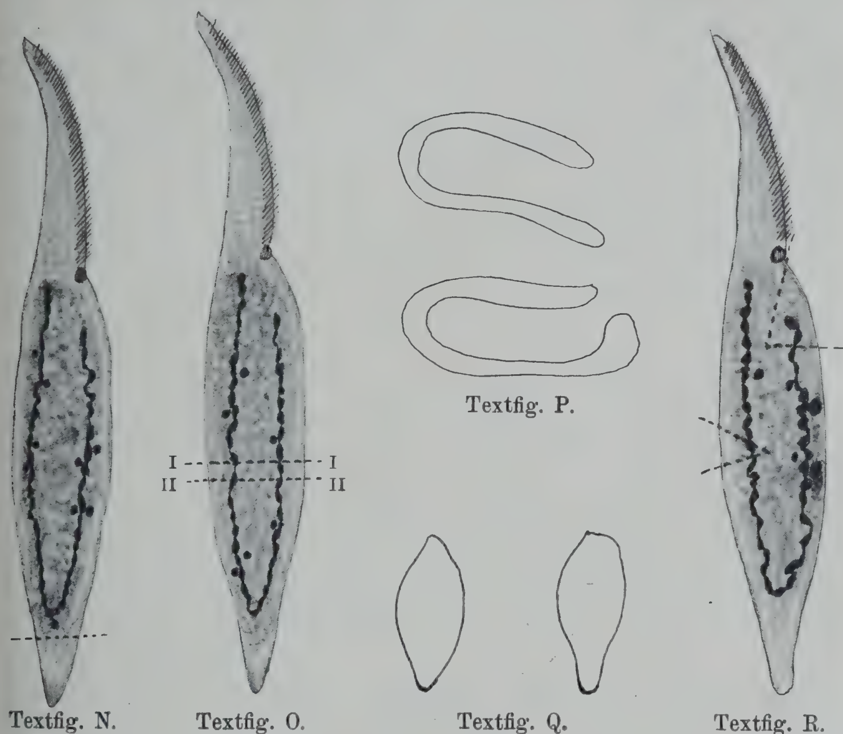
Hinsichtlich der Arbeit Lillie's bemerkt Hans Driesch: „Uns scheint durch diese an sich wichtigen Versuche nichts im speziellen bewiesen zu sein; aber auch wenn dem so wäre, könnte die Grenze der Regenerationsfähigkeit von Protistenbruchstücken ganz andere Gründe haben, als die Grenze der Entwicklungsfähigkeit von Bruchstücken des tierischen Eies (Arch. f. Entw. d. biol. Org. 1897 Bd. 5 p. 163).

Tatsächlich erklärt sein Begriff „minimale Organisationsmasse" durchaus noch gar nichts. Er kann die verschiedensten ursächlichen Momente umfassen, welche diese Grenze der „minimalen Organisationsmasse" — sei es im Sinne einer Erweiterung oder hingegen im Sinne einer Einschränkung — stimulieren. Bereits im vorherigen Kapitel stellten wir fest, daß kleine Bruchstücke vielfach nicht regenerieren können, weil die Kernplasmarelation eine Störung erlitten hat. Ich glaube den Nachweis geliefert zu haben, daß den Dimensionen nach kleinere Bruckstücke, falls nur die Abmessungen des Kernfragmentes entsprechend geringe sind, häufig glücklich zu regenerieren vermögen. Zu den Bedingungen, die für das Zustandekommen der Regeneration kleiner Stücke maßgebend sind, gehört also eine normale Kernplasmarelation.

Jedoch ist uns bekannt, daß sehr kleine Bruchstücke, selbst bei geringem Gehalte an Kernsubstanz, dennoch nicht regenerieren. Durch die nachfolgenden Versuche will ich nachweisen, daß in solchen Fällen Mangel an Ectoplasma vorliegt. Wenn sehr kleine Stücke nicht überleben und nicht regenerieren, so liegt dies daran, daß das Ectoplasma durch die Operation zu sehr geschädigt oder in zu großem Umfange abgetragen wurde.

Kleine Infusorienbruchstücke kann man auf zweierlei Art erhalten: entweder durch Abtrennung des hinteren Endes (Textfig. N), so daß der Schnitt nur in einer Linie geführt wird. Wenn sich in diesem Stück alsdann, was wenig wahrscheinlich ist, ein Kernfragment erweist, so verläuft die Regeneration normal und schnell. Doch ist es begreiflich, daß wir im Bestreben mit sehr kleinen kernhaltigen Bruchstücken zu experimentieren, die Operation am Infusorienleibe auf andere Weise bewerkstelligen müssen. Durch den ersten Schnitt wird der Infusorienleib halbiert (Textfig. O), durch einen zweiten von dem Teile, der den Kern einschließt, dann ein weiteres kleines Stück abgelöst. In diesem Falle weist das Bruchstück zwei Schnittflächen auf. Tatsächlich ergibt dieses Verfahren Bruckstücke mit vorwiegendem Gehalte an Endoplasma und Mangel an Ectoplasma. Im günstigen Falle bildet dann die Ectoplasmaschichte einen schmalen oder breiten Saum mit seitlichen Unterbrechungen (Textfig. P).

Die Schnittflächen, somit auch die Wunden, die derartige Bruchstücke aufweisen, sind dermaßen groß und weit, daß die Ränder der Ectoplasmaschicht sich einander nicht zu nähern vermögen. Es kommt bei dem Bruchstück zu abnormer Absorption und Adsorption, es tritt Nekrobiose des Plasmas ein und nach längerer oder kürzerer Zeit geht das Fragment zugrunde. Zu einer erfolgreichen Regeneration der Bruchstücke bedarf es einer hinreichenden Menge an Ectoplasma, es bedarf also auch einer normalen Ecto-Endoplasmarelation.



Textfig. N. Textfig. O. Textfig. P. Textfig. Q. Textfig. R.

Daß diese Anschauung zutreffend ist, beweisen die nachfolgenden Versuche. Wir nehmen einen *Dileptus*, trennen ein Stück vom hinteren Ende ab, so wie Textfig. N es darstellt.

Wenn wir ein Bruchstück erhalten wollen, das kleiner sei als $^1/_{60}$ der ursprünglichen Größe des Infusoriums, dann verläuft die Schnittlinie so nahe dem Hinterende des Tieres, daß das Kernfragment nicht getroffen wird. Obwohl keine Kernsubstanz in dem Bruckstück vorhanden, erfolgt dennoch der Zusammenschluß des Ectoplasmas. Zu Beginn zeigt es ovale Form, nach einiger Zeit

jedoch tritt die charakteristische Gestalt des *Dileptus* zutage (Textfigur Q). Damit findet die Regeneration auch ihren Abschluß. Ein Rüssel wird nicht gebildet, nach einer Anzahl von Stunden verfällt das Bruchstück der Desintegration und geht zugrunde. Es ist jedoch wesentlich wichtig, auf die Rolle hinzuweisen, die dem Ectoplasma, selbst in Abwesenheit eines Kernes, bei der Formbildung zukommt. Ein ganz anderes Bild resultiert, wenn wir es versuchen, ein Bruchstück durch Exzision an der Seite des Tierleibes herzustellen, wie dies die punktierte Linie auf Textfig. R zeigt. Unmittelbar nach der Operation, die nicht immer günstig verläuft — oftmals zerfließt das Bruchstück — nimmt der Regenerator unregelmäßig rundliche Gestalt an. Bald tritt Nekrobiose ein, Plasma und Bruchstück gehen zugrunde, selbst wenn ein Kernfragment darin enthalten war. Das Mißlingen der Versuche, kleine regenerierende Bruchstücke von *Dileptus* oder *Bursaria* herzustellen, wird neben den Eigenschaften ihres Kernes auch durch die Unmöglichkeit, die Operation zweckentsprechend zu gestalten, bedingt. Aus dem Vorder- oder Hinterende gewonnene Bruchstücke besitzen keine Kernsubstanz, aus der Mitte des Tierleibes zugeschnittene Stücke weisen gestörte Ecto-Endoplasmarelation auf. Das alles gilt nur für kleine Regeneratoren, denn große verwinden einen Mangel an Ectoplasma viel leichter, indem sie dieses offenbar zuvörderst aus dem Endoplasma wiederherstellen.

Ein mit *Bursaria* angestellter Versuch zeitigte ein Ergebnis, das mit dem oben angeführten Versuche an *Dileptus* vollständig übereinstimmt. Mehrmals gelang es mir, aus dem Körper dieses Infusoriums sehr kleine Stücke zu exzidieren. Ich verfolgte auch das Schicksal dieser Stücke. Ein Bruchstück, das auf diese Weise gewonnen wurde, führte noch nach Verlauf von einigen Stunden Bewegungen aus, wobei der eine Rand uneben geblieben war. Nach der Fixierung war wohl ein kleines Kernfragment nachweisbar (siehe das Mikrophotogramm Taf. 9 Fig. 13), jedoch keine Spur von Regeneration festzustellen: die Schnittfläche ist nicht verheilt, es sind Wimpern nicht gebildet worden, das Plasma verfällt bereits der Auflösung. Ein weiteres, sehr kleines, etwa $^{1}/_{30}$ des gesamten Leibes betragendes Bruchstück wurde einige Stunden nach der Operation fixiert. Aus dem Präparat ist zu ersehen, daß der Heilungsprozeß in der Gegend der Wunde sehr langsam vor sich ging, Wimpern sind nicht gebildet worden, stellenweise ist an den Wundrändern Nekrobiose des Endoplasmas eingetreten. Ein Kernfragment war in diesem Bruchstück wohl vorhanden.

Weitere in der nämlichen Richtung angestellte Versuche ergaben, daß kleine kernhaltige Bruchstücke am häufigsten infolge von Mangel an Ectoplasma untergehen. So müssen wir in bezug auf kleine Regeneratoren neben der Kernplasmarelation das Prinzip der Ecto- und Endoplasmarelation gelten lassen. Wenn wir nun Frank Lillie's Prinzip der „minimal organisation mass“ einer Analyse unterwerfen, so müssen wir dieselbe inhaltlich folgendermaßen ausgestalten.

Zur Regeneration kleiner Bruchstücke von Protozoen bedarf es des Kernes, des Ectoplasmas, sowie des Endoplasmas. Der Mangel an einem von diesen drei Elementen, mit anderen Worten aber die Störung der Kernplasmarelation und der Ecto-Endoplasmarelation, die durch die Operationstechnik bedingt wird, hat statt einer Regeneration Desintegration im Gefolge. Die Regenerationsfähigkeit sehr kleiner kernhaltiger Infusorienstücke wird durch die großen Ausmaße der Läsion den durch die Operation geschaffenen Mangel an Ectoplasma und eintretende abnorme Ionendiffusion in den Bruchstücken bedingt.

Kapitel VII.

Vermögen kernlose Bruchstücke zu regenerieren?

Es wird von der Mehrzahl der Forscher, die die Regeneration bei Protozoen studierten, darauf hingewiesen, daß die Unentbehrlichkeit des Kernes für die Regeneration die allgemein gültige Regel darstellt. Jedoch finden sich in der Literatur auch eine Reihe Berichte über Regeneration kernloser Stücke (Gruber, Verworn, Ischikawa, Prowazek).

Besonders detaillierte Angaben darüber liefert Prowazek. Dieser Autor unterscheidet dreierlei Möglichkeitsfälle von kernloser Regeneration.

1. „Wurden die sich teilenden Stentoren schief zur Längsachse angeschnitten, daß das Kernband eliminiert wurde, so gelangte trotzdem von dem unteren Teile ein minutiöser *Stentor* zur Abschnürung, der sogar eine kontraktile Vakuole besaß“ (S. 56, III). Dieser *Stentor* blieb einige Zeit am Leben und war selbst der Defäkation fähig.

2. „Wurden die Tiere mehrfach verwundet und zur Regeneration gezwungen, so regenerierten in besonders günstigen Fällen auch kernlose Teilstücke. Z. B. wurde ein *Stentor* am 28. II., 29. II., 4. XII., 5. V. verwundet, am 7. IX. erhielt ich ein kernloses Re-

generat mit Cytostom, das sechs Zoochlorellen aufnahm und eine kontraktile Vakuole besaß. Ein morphologisch differenzierter Kern war nicht vorhanden, doch wissen wir auf Grund der früher mitgeteilten Beobachtungen, daß bei wiederholter Regeneration Chromatin an das Plasma abgegeben wird und daß der Zelleib mit dieser Substanz gleichsam induziert ist, so daß doch auf diesem Wege eine Regeneration stattfinden kann" (S. 57, III).

Und 3. endlich regenerierte „in einem Falle .... ein kernloses Teilstück, das einem *Stentor* aus einer Wärmekultur entstammte, sogar zwei nicht vollständige Peristome. Auch hier war kein Kern im morphologischen Sinne entwickelt, doch färbte sich das Plasma mit Boraxkarmin dunkel" (ibid.).

Das sind die drei Fälle der Regenerationsmöglichkeit kernloser Teilstücke, die Prowazek angibt. In keinem dieser Fälle ist die Regeneration jedoch, wenn dieselbe auch stattfindet, vollständig oder abgeschlossen. Angesichts der Versuche Prowazek's tauchen nun zwei in einem bestimmten Grade voneinander unabhängige Fragen auf. Die erste über den Grad des dem Ectoplasma innewohnenden formbildenden Vermögens. Denn es betrifft der in der ersten Rubrik zitierte Fall eine partielle Regeneration des Wimperkleides und der Form des Tieres aus einem kernlosen *Stentor*-Bruchstück. Die zweite Frage gilt dem Punkt, ob die Kernsäfte, die Chromidien oder Mitochondrien, die unerläßliche Rolle, die der Kern zu spielen pflegt, zu übernehmen vermögen. Diese beiden Fragen legte ich mir vor, behufs ihrer Lösung unternahm ich eine Reihe von Experimenten an den Infusorien *Bursaria* und *Dileptus*.

Die Versuche an *Dileptus* ergaben, daß die Pellicula dieses Infusoriums, sein Ectoplasma, mit einem sehr beträchtlichen formbildenden Vermögen ausgestattet ist. Eine Reihe einfacher, unkomplizierter Versuche veranschaulicht das in augenfälliger Weise.

Durchtrennen wir einen *Dileptus* derart, wie Textfig. M es darstellt, daß der beträchtlichste Teil seines Leibes entfernt wird und nur der Rüssel und ein Teil des vorderen Körperendes für die Beobachtung zurückbleibt, so schließt sich unten die Wunde, die Ränder des Ectoplasmas verkleben miteinander, nach einiger Zeit findet selbst eine Art Regeneration statt (Textfig. S): an dem hinteren Ende tritt in groben Umrissen die für das Tier so charakteristische Zuspitzung zutage und wir finden dann die allgemein angedeuteten Züge eines *Dileptus* vor. Ist es aber möglich, in diesem Falle von Regeneration zu sprechen? Bei der cytologischen Untersuchung ver-

mochte ich keine ausgeprägte Regeneration festzustellen. Es handelte sich nur um ein Anwachsen und Neubildung von Ectoplasma, und das in unvollständiger Weise und in unbedeutendem Maße. Daneben aber manifestiert sich das zweifellose Streben des Ectoplasmafragmentes, die Gestalt des vollständigen Tieres anzunehmen. In der Regel folgte dann die Abkugelung des Regenerators und darauf trat Nekrobiose der Zelle ein. Nicht minder charakteristisch ist das Verhalten von kernlosen, dem hinteren Abschnitt des Infusorienleibes entnommenen Bruchstücken.



Textfig. S.

Wird das Teilstück, wie aus Textfig. N zu ersehen ist, derart abgetrennt, daß nur der äußerste hintere Abschnitt des Infusoriums verbleibt, der kein Kernfragment enthält, so kann man gewöhnlich beobachten, wie sich die Ectoplasmaumrandung schließt, und zwar in der Weise, daß der Regenerator nicht nur vorn zugespitzt erscheint, sondern in Ausnahmefällen selbst ein kurzer Fortsatz des Urtyp des *Dileptus*-Rüssels entsteht (Textfig. Q).

Diese Versuche gelangen in dem Falle besonders gut, wenn die Flüssigkeit, die die Infusorien aufnahm, mit Spuren von Chlorcalcium versetzt wurde. Dasselbe wirkt stimulierend, indem es das Verheilen der Ectoplasmaränder fördert. In dieser Richtung an *Bursaria* unternommene Versuche ergaben kein positives Resultat. Dieses Infusorium besitzt ein lockeres Ectoplasma, das aufquillt und das Versuchsergebnis auf diese Weise maskiert.

Eine Analyse der Versuche an *Dileptus* bringt uns zu der Annahme, daß das Zentrum, welches die Regeneration auf der Bahn der Formenbildung lenkt, durchaus nicht in dem Kerne zu suchen sei. Die Versuche Prowazek's wie auch die meinen zeugen davon, daß das Ectoplasma die formbildende Kraft in sich birgt, deren Zwange folgend das formlose Bruchstück sich streckt und die Gestalt eines ausgewachsenen Tieres annimmt. Selbstverständlich regenerieren kernlose Stücke in diesen Fällen nur unvollständig. Auch das selbst nicht immer: nicht nur, daß sie unvollständig regenerieren, die Regeneration ist bei ihnen nur fakultative, zufällige Erscheinung und die Anzeichen derselben sind verschwommen. Diese Unvollkommenheit der Regeneration bei kernlosen Bruchstücken findet eine restlose Erklärung in dem Fehlen des Kernes, dessen physiologische Rolle die Versuche einer Reihe von Autoren, welche

wir im ersten Kapitel zitierten, dargetan haben. Der Kern ist zur Wiederherstellung der Zelle unentbehrlich, namentlich nach einer dermaßen brüsken Störung der Harmonie der Zelle, wie sie durch die Operation verursacht wird. Der Kern stimuliert im eigensten Sinne dieses Wortes die Wiederherstellungsvorgänge und die mit letzteren unausbleiblich verknüpften Wachstumserscheinungen. Einen formbildenden Faktor jedoch stellt der Kern wohl kaum vor. Der Sitz dieser Kraft ist das Ectoplasma.

Versuche mit wiederholter Regeneration an *Dileptus, Bursaria* und *Spirostomum* lieferten kein auch nur irgend positives, zur Klärung der Frage über Regeneration kernloser Bruchstücke verwertbares Ergebnis. Es wurden z. B. bei *Dileptus* alle 10 Stunden der hintere Abschnitt des Leibes in der Höhe, wo die Kernfragmente einsetzen, abgetragen. Die abgetrennten Teilstücke wurden untersucht und darauf fixiert, um festzustellen, daß sie weder Kernsubstanz noch chromidiale Einschlüsse enthielten. Doch konnten letztere trotz der spezifischen Fixier- und Färbemethode (nach Meves) nicht nachgewiesen werden. Es konnten bei wiederholter Regeneration merkwürdige Erscheinungen beobachtet werden. Es stieg nämlich die formbildende Kraft des Ectoplasmas. Nicht selten vermochte man festzustellen, daß kernlose Fragmente die Gestalt normaler Tiere annahmen. Offenbar handelte es sich hier um eine gesteigerte Lebensfähigkeit des Ectoplasmas und um Ausbildung eines eigentümlichen bedingten Reflexes, der es dem Ectoplasma ermöglichte, die Störung der inneren Harmonie der Zelle in kürzester Zeit zu überwinden. Es erfolgte auf die Abtragung von Körperteilen und auf Verletzungen eine minder krankhafte Reaktion seitens der Zelle, die „Regenerationsgewohnheit“ erworben hatte.

Ich experimentierte mit *Bursaria*, die Wärmekulturen entstammten, und erhielt mehrfach kernlose Regeneratoren. Zwecks Nachprüfung dieser Beobachtungen unternahm ich eine Reihe weiterer Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf die Regeneration kernloser Plasmas.

Einzelne Bursarien wurden auf die Delle eines Objektträgers gebracht und darauf im Wasserbade in der Regel 2—3 mal um mehrere Grade (5—7) angewärmt. In unmittelbarem Anschluß an die Anwärmung wurden die Tiere operiert. Unter 30 derart behandelten Infusorien kam es 8 mal zu Regeneration kernloser Bruchstücke. Und zwar wurden die Stücke stets solchen Körperstellen entnommen, an denen sicher keine Kernfragmente vorhanden waren In diesen 8 Fällen verhielten sich die kernlosen Fragmente annähernd

in der nämlichen Weise wie kernhaltige. Nach Ablauf von einiger Zeit vertauschten sie die kugelige Gestalt mit einer ovalen, bildeten ein Peristom und führten aktive Bewegungen aus. Die Lebensdauer dieser Regeneratoren war verschieden lang. Zwei aus ihrer Zahl gingen nach 24 Stunden zugrunde, ehe es zum Abschlusse der Regeneration kam. Drei wurden am 3. Tage fixiert. Zwei starben am 4. Tage unter Anzeichen von Desintegration und Nekrobiose und unter Vakuolenbildung. Ein Teilstück schließlich, das die Regeneration nahezu vollendet hatte, wurde von mir am 5. Tage nach der Operation fixiert. Bei der cytologischen Untersuchung der fixierten Teilstücke (Fixierung mit Meves'scher Flüssigkeit und Färbung mit Eisenhämatoxylin) bot sich das folgende Bild. Wie aus dem Mikrophotogramm (und der Fig. 14 auf Taf. 9) zu ersehen, besaß das am 5. Tage fixierte Fragment völlig regenerierte Körperform, die den Umrissen eines ausgewachsenen Infusoriums entsprach. Das partiell regenerierte Peristom ist auf dem Mikrophotogramm deutlich zu erkennen. An verschiedenen Stellen des Leibes zerstreut finden sich Körnchen und Schollen einer von Hämatoxylin tingierten Substanz. Die Schollen besitzen verschiedene Gestalt. Manche sind groß und verschwommen, andere wieder sind kleiner. Etliche von den großen konfluieren miteinander; eine sie umgebende Membran ist nicht wahrnehmbar, selbst ihre Gestalt läßt sich bisweilen nur schwer bestimmen, ihre Umrisse zerfließen im Protoplasma des Tieres. Diese Schollen, deren chromatine Natur nicht bezweifelt werden kann, weisen keinerlei Ähnlichkeit mit Mitochondrien auf, als solche dürften wohl eher die Granula imponieren, die mehr Organisation erkennen lassen. An einem weiteren Präparat, das ein am 3. Tage der Regeneration fixiertes Teilstück darstellt, ist dieselbe in einem gleichen Grade von Deutlichkeit ausgesprochen. Die Formbildung ist gleichfalls vollendet und es ist gleichfalls ein Peristom hergestellt worden. Im Plasma finden sich Chromatineinschlüsse vor (der Fig. 15 auf Taf. 9). Jedoch zeigen dieselben hier viel geringere Organisation und zerfließen stellenweise vollständig im Plasma. An einer Stelle häufen sich die Schollen zu einem ganzen Komplex an, der gleichsam die Neigung hat zu einem Ganzen zu verschmelzen. Die cytologische Untersuchung angewärmter, jedoch nicht zerschnittener Bursarien ergab, daß auch unter denselben Mitochondrien enthaltende Individuen vorkommen; offenbar ist dieser Befund ein Zeichen einer durch die Temperatursteigerung und deren Wechsel im umgebenden Medium bedingten Depression. Derartige Infusorien finden sich in Wärmekulturen durchaus nicht häufig; augensichtlich

ist für das Auftreten dieser Erscheinung auch der Zustand des Infusoriums, d. h. etwa stattgehabte Teilung, oder Conjugation, von Bedeutung. Zu dem Obigen muß noch hinzugefügt werden, daß *Bursaria* Temperaturschwankungen gegenüber recht empfindlich ist und häufig dabei ein ausgeprägtes krankhaftes Verhalten an den Tag legt. Angewärmte Infusorien ertragen auch die Operation der Zerstückelung viel schwerer als angewärmte. Wenn die Regenerationsfähigkeit bei ihnen auch nicht herabgesetzt erscheint, so erweist sich jedenfalls doch die Widerstandskraft den Folgezuständen der Operation gegenüber verringert. Vielleicht bedingte es eben dieser Umstand, daß die Regeneration unvollständig blieb und nicht abgeschlossen wurde. Es liegt hier ein Depressionszustand der Zelle vor, die eine bedeutende Beeinträchtigung der Lebensfunktionen und selbstverständlich eine schwerwiegende Störung der Wechselbeziehungen zwischen Kern und Plasma erlitten hat. Doch auch abgesehen davon kann in diesen Fällen von einer Regeneration kernloser Stücke nicht die Rede sein aus dem Grunde, daß diese kernlosen Fragmente doch Chromatineinschlüsse im Plasma aufwiesen. Dieser Befund wurde durch das Ergebnis weiterer von mir an *Bursaria* ausgeführten Untersuchungen erhärtet.

Behufs dieser wurde das Infusorium in ein Medium, das Spuren von Kohlensäure (CO_2) enthielt, gebracht. Zu gleicher Zeit wurde für reichliche Nahrungszufuhr gesorgt. Auch in einer derartigen Kultur wurden Individuen mit Chromatineinschlüssen angetroffen, doch waren diese nicht regelmäßig vorhanden, häufig fehlten sie. Dabei waren am Kern keine weiteren Alterationen nachweisbar, als nur eine geringe Vakuolenbildung und Granulierung, die den bei Hunger und bei reichlicher Ernährung auftretenden Veränderungen nicht unähnlich waren. Derartige Individuen waren ganz in derselben Weise, wie aus Wärmekulturen stammender Tiere, der Operation gegenüber sehr empfindlich und überstanden dieselbe nur recht schwer. Doch war es ein leichtes, derartigen Individuen an Körperstellen, die keine Kernfragmente enthielten, Stücke abzutrennen und Regeneration kernloser Bruchstücke zu erzielen. Diese Regeneration war aber stets unvollständig und die Regeneratoren erwiesen sich sehr kurzlebig. In einem der Bruchstücke, das am 4. Tage nahezu die Regeneration vollendet hatte und mittels Meves'scher Flüssigkeit fixiert wurde, konnte eine interessante Anhäufung von Chromatinsubstanz nachgewiesen werden. Auf der Fig. 16 Taf. 9 sind die im Protoplasma des Regenerators zerstreuten, relativ schwach gefärbten feinen Granula sichtbar. An zwei Stellen hat es dabei

den Anschein, als finde eine Konzentration von Chromatinsubstanz statt, die hier in Gestalt einer Reihe von Schollen vorliegt. Es weisen hier die Schollen wohl chromidialen Charakter auf, so daß ein Vergleich mit den Hertwig'schen Chromidien wohl in Frage kommt.

In welcher Weise ist nun die Tatsache, die sich uns eröffnet und über die auch andere Autoren berichten, zu deuten? Vermögen kernlose Stücke zu regenerieren? Und welche Rolle ist die des Kernes bei dem Wiederherstellungsvorgang?

Gruber (2) mißt in seiner, der *Actinophrys* gewidmeten, Arbeit dem Kern eine nur sehr beschränkte Rolle und Bedeutung bei. Seiner Ansicht nach hat „der Kern ... keinerlei Beziehung zur Bewegung, Nahrungsaufnahme und Excretion, die sich im umgebenden Protoplasma abspielen, also zu all den physiologischen Leistungen des Zellkörpers, welche nicht direkt mit der Fortpflanzung zusammenhängen“ (p. 426, I). Wenn Gruber auch die Unerläßlichkeit des Kernes für die Regeneration anerkennt, so nimmt er dennoch an, „daß nicht allein der Kern nötig ist, damit das Protozoon regeneriert, sondern daß auch das Chromatin im Kern ein wichtiger Faktor dabei ist, und daß wir es nicht mit einer bloßen Anhäufung von Nahrungsmaterial zu tun haben“ (II, Gruber).

Kernloses Plasma entbehrt nicht nur in der Regel der Regenerationsfähigkeit, es ist auch, wie Bruno Hofer sagt, das „kernlose Plasma nicht dauernd lebensfähig“. Die geringe Vitalität kernlosen Plasmas wird allgemein anerkannt, selbst von den Forschern, die gleich Gruber dem Kern nur eine beschränkte Bedeutung beilegen. Über die Ursachen, die diese geringe Vitalität des kernlosen Plasmas bedingen könnten, äußern die einzelnen Autoren verschiedene Ansichten. Das ungleichartige Verhalten kernhaltiger und kernloser Fragmente erörternd bemerkt Balbiani: „Cette différence ne semble démontrer que chez le mérozoite nucléé il se produit une véritable cicatrisation organique de la plaie par sécrétion d'une couche nouvelle de substance cuticulaire entre les bords de la solution de continuité, tandis que chez les mérozoites non nucléées la fermeture de celle-ci se fait par un simple accolement de ses bords d'ou leur faible adhérence entre eux et leur séparation facile dans les circonstances que nous venons de faire connaître“ (p. 13—III, Balbiani). Tatsächlich findet, wie auch ich dies erwähne, bei kernlosen Bruchstücken eine vollständige Wundheilung nicht statt. Es ist dies auf Ursachen rein technischer Natur zurückzuführen. Denn um

kernlose Bruchstücke herzustellen, ist man genötigt, zwei Schnitte am Infusorium auszuführen. Gelingt es jedoch kernlose Fragmente darzustellen, ohne daß umfangreiche Verletzungen gesetzt werden (bei Infusorien am hinteren Abschnitt des Leibes oder bei Amöben), so vollzieht sich wohl ein formbildender Prozeß. Doch mit dieser Tatsache, auf die Balbiani, Ischikawa und der Verf. hinweisen, sind die diesbezüglichen Befunde noch nicht erschöpft; so zeigen z. B. bei Amöben unmittelbar nach der Operation und auch weiterhin im Verlaufe von mehreren Tagen kernlose Stücke die gleiche Form wie kernhaltige (Stolc, Hofer). Auf diese Weise gelangen wir wiederum zu der Annahme, daß der Kern keinen Einfluß auf den formbildenden Prozeß ausübt. Nach einiger Zeit jedoch, und je größer die Läsion war, um so schneller tritt bei den kernlosen Teilstücken Depression ein. Bei Infusorien ist dies sehr bald der Fall, bei Amöben, die vor ausgiebigen Verletzungen bei der Operation verschont blieben, erst nach 8—10 Tagen. Dieser Prozeß des Absterbens der kernlosen Bruchstücke ist eine Folge ihrer geringen Vitalität. Die geringe Vitalität wiederum steht im Zusammenhange mit dem Ausfall des Einflusses, den der Kern auf den physiologischen Stoffwechsel und die Assimilation ausübt.

J. Loeb beantwortet die Frage, weshalb bei kernlosen Teilstücken die Regeneration ausbleibt, folgendermaßen: „Es ist durch eine Reihe von Versuchen sichergestellt, daß Sauerstoffzufuhr für die Entwicklung von Eiern sowie für die Vorgänge der Regeneration nötig ist. Der Grund hierfür dürfte unter anderem darin zu suchen sein, daß, wie ich in meinen früheren Arbeiten angeführt habe, synthetische Prozesse für diese Vorgänge nötig sind und daß die Synthesen an die Sauerstoffzufuhr gebunden sind.“ Es erscheine wohl sehr möglich, „daß der Kern nur für das Zustandekommen der Oxydationsvorgänge nötig sei. Mit dem Ausfall des Kernes würde dann auch eine Hemmung oder Herabsetzung der Oxydationsvorgänge verknüpft sein. Das müsse genügen, um das Zustandekommen einer Regeneration kernloser Zellstücke zu verhindern“ (p. 689).

Sämtliche Tatsachen, namentlich aber die Angaben der Autoren, die kernlose Amöbenbruchstücke untersuchten, sind dazu angetan uns zu bestimmen, die Ansicht Loeb's als wohl zutreffend anzuerkennen. Es wurde festgestellt, daß kernlose Stücke wohl Nahrung aufzunehmen vermögen, jedoch nicht imstande sind dieselbe zu verdauen und zu assimilieren. Andererseits zeugt alles, die Vakuolenbildung im Plasma, die veränderte Konsistenz und Reaktion desselben

von einer Störung der fundamentalen Lebensfunktionen im kernlosen Plasma. Die herabgesetzte Lebensfähigkeit des letzteren stellt eine Folge des rasch um sich greifenden Desintegrationsprozesses im kernlosen Regenerator vor.

Diese Tatsachen bringen uns zu der Annahme, daß der Kern insofern für das Zustandekommen der Regeneration unerläßlich sei, als mit dem Ausfall desselben die weitere Abwicklung der physiologischen wesentlichen lebenswichtigen Funktionen in der regenerierenden Zelle unmöglich wird. Jedoch kann die Spezifität des Kernes für die Regeneration durchaus nicht als zweifellos gelten. Prowazek's Befunde — das, wenn auch nur ausnahmsweise Zustandekommen der Regeneration bei kernlosen Stücken im Gefolge von wiederholter Regeneration und bei Individuen, die Wärmekulturen entstammten — finden nun eine Erklärung. Verworn, der bereits früher auf derartige Erscheinungen stieß, äußerte die Ansicht, daß es sich um einen Übertritt von besonderen Kernsäften aus dem Kern in das Plasma handeln dürfte, Prowazek glaubt, daß die von ihm beschriebenen Tatsachen durch Hertwig's Zelltheorie sich ausgezeichnet erklären lassen. Denn Hertwig vertritt bekanntlich die Ansicht, daß „das Chromatin aus dem Protoplasma stammt", ihr zufolge müßte also der „Unterschied zwischen Kern und Plasma fallen und die Lehre von einem Primat des Kernes im Zellenleben eine wesentliche Einschränkung erfahren.... In diesem Sinne lauten die Ergebnisse der morphologischen Forschung, und zu ihnen gesellt sich hier ein allerdings etwas fragmentarisch geratener Versuch, diese Verhältnisse physiologisch zu begründen" (Prowazek 1904 p. 59).

Die von mir beschriebenen Einschlüsse im Protoplasma kernloser Bruchstücke stammen offenbar aus dem Chromatin, bestätigen folglich die Ansicht Prowazek's und zeugen von der Richtigkeit seiner Annahme. Aus welchem Grunde gelangen nun derartige kernlose, jedoch Chromatineinschlüsse aufweisende Bruchstücke dennoch nicht zum Abschluß der Regeneration? Offenbar reichen diese Chromidien für eine längere und überdies gesteigerte Lebenstätigkeit der Zelle nicht aus, sie vermögen es nicht, den Kern zu ersetzen und die gestörte innere Harmonie wiederherzustellen. Es veranlassen uns auf diese Weise die Untersuchungen über Regeneration bei kernlosen Bruchstücken, den Vorgang der Formenbildung, für den es des Kernes nicht bedarf, von dem Prozeß der Wiederherstellung in der vollen Bedeutung des Wortes, der sich auf sämtliche Lebensfunktionen des Regenerators erstreckt, zu trennen.

Kapitel VIII.

Hunger und Regeneration.

Die Frage, die ich in dem vorliegenden Kapitel erörtere, betrifft die Wechselbeziehungen, die zwischen dem Prozeß des Hungers und dem Regenerationsvorgange bei Infusorien bestehen könnten. Die Kombination dieser beiden Vorgänge vermag es vielleicht wohl, uns zum Nachweise der Faktoren — es werden ja überwiegend solche physiologischer Natur in Frage kommen — zu verhelfen, die den Regenerationsvorgang stimulieren oder ihn, im Gegenteil, hemmen. Dann aber verspricht das Studium dieser Frage noch weitere Aussichten. Beim Hungern müssen sich Vorgänge der Reduktion des Infusorienleibes einstellen; der hochdifferenzierte Leib verfällt um einen bestimmten Zeitpunkt der Involution. Der Nachweis der Intensität der Regenerationsfähigkeit gerade um diesen Zeitpunkt vermag es vielleicht, in das Problem der Lokalisation der Regenerationszentren im Infusorienleibe einiges Licht zu bringen. Meinen Versuchen über Regeneration hungernder Infusorien gingen Versuche über das Hungern derselben voraus. Der Schilderung meiner Versuche schicke ich eine kurze Übersicht der wenigen, das Hungern der Protisten behandelnden Arbeiten voraus.

Als erster studierte Sosnowsky, J. (1899) das Hungern bei Stentoren. Hungernde Tiere vollzogen die Teilung schnell, schneller als nicht hungernde. Im Körper hungernder Stentoren treten bald Alterationen auf: „eine besondere hochgradige Metamorphose erleidet der Kern. Nach der dritten (oder der zweiten) Teilung nahm er die gewöhnliche regelmäßige Gestalt nicht mehr an. In der Nachbarschaft sehr großer Kernfragmente tauchten sehr kleine auf (p. 31). Es kam zur Bildung von Vakuolen im Kern; dieselben sind von einer klaren, bisweilen schwach vom Hämatoxylin tingierten Flüssigkeit angefüllt. Der Kern erscheint nahezu völlig der Granulierung entbehrend, das Chromatin erscheint hier nur in den Wandungen der Zellen verteilt.“ — „Die Umrisse des Kernes sind häufig sehr schwach ausgeprägt, die Kerne selbst machen den Eindruck zerfließender.“

Jickeli, C. (1902) stellt die These auf: „daß hungernde Protozoen sich durch lebhaftere Teilungstätigkeit als gut gefütterte Zellen auszeichnen“. Die cytologischen, während des Hungers auftretenden Alterationen läßt der Autor unberücksichtigt.

Kasanzeff, W. (1901) studierte den Hungerzustand bei *Paramaecium.* Eine der ersten Erscheinungen der Hungerwirkung stellte die Ablösung des Micronucleus von dem Macronucleus vor. Allmählich geht eine Vakuolenbildung im Protoplasma vor sich. Der gesamte Körper des Infusoriums kann ausschließlich von Vakuolen durchsetzt sein. Die Veränderungen am Kern traten namentlich in einem enormen Anwachsen der Masse desselben zutage. Dabei bewahrte die äußere Gestalt des Kernes nur selten das normale Aussehen. Der Kern dehnte sich meist in die Länge, seine Oberfläche wurde uneben, stellenweise entstanden Vorwölbungen. Auf Grund dessen, daß die Dimensionen des Kernes zunehmen und derselbe sich intensiver färbt, schließt der Autor, daß beim Hungern das Größenwachstum des Kernes durch Neubildung von Chromatin erfolgt, und zwar entstehe das Chromatin aus dem Protoplasma. Dem Größenwachstum des Kernes folgt eine Periode der Reduktion seiner Masse. Es werden aus dem Kern Klümpchen und selbst ganze Kernfragmente ins Protoplasma abgeschieden. Bisweilen spaltet sich der Kern während der Reduktion in 4 Teile. Der Autor bemerkt: „sehr auffallend ist die konstante Vierzahl der Großkernbruchstücke“.

Wallengren, H. (1902) stellte gleichfalls Beobachtungen über das Hungern bei Paramäcien an. Bereits am 7.—8. Tage treten die ersten Folgeerscheinungen des Hungerns auf. Es verschwinden zuvörderst die Nahrungsvakuolen und Nahrungsballen. Der Umfang des Ectoplasmas verringert sich. Es kommt zu einer unbedeutenden Veränderung der äußeren Form des Tieres. Zu Beginn bleiben das Ectoplasma oder mit anderen Worten das Wimperkleid sowie die Trichocysten und pulsierenden Vakuolen unverändert. Allmählich tritt Vakuolenbildung im Endoplasma ein. Gleichzeitig mit der Vakuolenbildung setzt auch die Resorption des Endoplasmas ein. Die Wimpern fallen aus, die Trichocysten schwinden. In diesem bereits vorgeschrittenen Stadium erfolgt eine hochgradige Veränderung der Körperform infolge des Druckes seitens der Vakuolen. Der Kern erleidet während des Hungerns grobe und bedeutende Alterationen. Und zwar betreffen sie während der ersten 9 Tage die innere Struktur des Kernes. Bereits nach Ablauf von 4 Tagen nach dem Beginn des Hungerns findet man im Kern Granula der mannigfachsten Form und Dimension vor. Indem diese Granula an Zahl zunehmen und miteinander konfluieren, entsteht ein vakuolisierter Körper. Die im Spätstadium des Hungers auftretenden Alterationen des Kernes, d. h. die Formveränderung desselben, wird durch den Druck der endoplasmatischen Vakuolen bedingt. Infolge

dieses Druckes kann es zur vollständigen Zerstückelung des Kernes kommen. Am Micronucleus vermochte Wallengren entgegen den Angaben Kasanzeff's zu Beginn der Hungerperiode keinerlei Veränderungen festzustellen; er gibt an, daß der Micronucleus im Spätstadium aus dem Kern in das Plasma austritt.

Khainsky, A. (1906, 1910) studierte gleichfalls die Hungervorgänge bei Paramäcien und bestätigt vielfach die Beobachtungen Wallengren's. Seiner Ansicht nach führen die physiologisch-chemischen Prosesse erstens zum Zerfall des Chromatins, zweitens zu einer Ansammlung von Kernsaft (p. 57, I). Hierbei führt der Autor die Ansammlung von Kernsaft auf das Schwinden des Chromatins zurück. Infolge der Ansammlung von Kernsaft entstehen im Kern große Vakuolen und darauf kommt es zu einer Anschwellung des Kernes. Hierbei kann es infolge des Druckes, den die Vakuolen von innen auf den Kern ausüben, zu einer Spaltung des letzteren in zwei Teile kommen. Khainsky nimmt an, „daß der Chemismus dieser Zerfallprozesse die Quelle darstellt, aus der der Organismus seine kinetische Energie schöpft“ (p. 61, I). Es deckt der Organismus, mit anderen Worten, während des Hungers den Bedarf an kinetischer Energie aus den Zerfallprodukten der chemischen Substanzen der Zelle. Mit der allmählich fortschreitenden Zerstörung der chemischen Substanzen sinkt die kinetische Kraft des *Paramaecium*. Die Ansammlung von Kernsaft führt der Autor auf „Aussetzen der Assimilationsvorgänge“ zurück; „der Kern selbst nimmt infolge des gleichmäßigen Druckes des Kernsaftes kugelige Gestalt an, die einen Ausdruck des physiologischen Ruhezustandes des Kernes darstellt (p. 98, I).

Enriques, P. (1911) erforschte den Einfluß von Hunger und Ernährung auf den Großkern der *Stylonychia pustulata* und der *Opercularia coarctata*. Bei gutgefütterten Protisten kommt es zur Ablagerung von Chromatin in Gestalt eines feinkörnigen Netzes; bei hungernden sind dieselben gröber und stellen achromatische Vakuolen dar. Beachtenswert ist ferner die Tatsache, „daß bei degenerierenden Stylonychien, welche Nahrungsvakuolen besitzen, aber die Nahrung nicht verdauen, eine Hungerstruktur erscheint; so haben wir die Hungerstruktur mit dem Fehlen der Verdauung in Zusammenhang gebracht“.

Lipska, Iréne (1910) stellte Beobachtungen an hungernden Paramäcien an. Der Hungertod tritt nach Ablauf von 7—8 Tagen ein, kann jedoch auch später erfolgen. Das Endoplasma büßt die Trichocysten und Nahrungsvakuolen ein, der Macronucleus zerfällt in zwei

Teile. Der Autor ist der Ansicht, daß die Vakuolisierung des Endoplasmas nicht eine unmittelbare Folge des Hungers darstellt, sondern durch die „Depression“ veranlaßt ist.

ALLESCHER, MARIE (1910) unternahm Hungerversuche, deren Objekt *Dileptus, Paramaecium* und *Stentor* darstellten. Die Autorin berichtet über *Dileptus*: „meine Endtiere zeigen nur mehr 50—60 Kernstücke. Es findet eine absolute Abnahme an Kernsubstanz statt.“

Des weiteren: „Die Hungertiere fielen im Leben durch eine scheinbar dichtere Beschaffenheit ihres Körpers auf. In dem Maße, als ihre Größe abnahm, erhielten sie ein dunkleres Aussehen, wohl eine Folge jenes bräunlichen Pigments, das HERTWIG auch bei hungernden Actinosphärien wahrgenommen hat. Sie deutet es als Umwandlungsprodukt des Chromatins, das aus dem Kern ausgestoßen wurde“ (p. 143). Bei *Stentor* kommt es gleichfalls zu einer Reduktion der Zahl der Kernfragmente; „statt der im normalen Tier vorhandenen 19—21 zeigten die kleinsten Hungertiere nur mehr 5—6“ (p. 158).

Infusorien, die nach Ablauf von 2 Hungertagen fixiert wurden, besaßen „stark gefärbte Kerne neben kleineren, schwach gefärbten. Es hat den Anschein, als ob letztere ihr Chromatin an erstere abgäben und dann mehr und mehr zusammenschrumpften, während die anderen, an die sie durch den Verbindungsstrang von Inhalt abzugeben scheinen, prall gefüllt aussehen“ (p. 158).

SOKOLOFF, BORIS (1921, 1922) erforschte den Einfluß der Hungers auf die Regeneration bei *Bursaria truncatella.*

Zum Objekt meiner Untersuchungen wählte ich das Raubinfusorium *Bursaria* und verwandte zu den Versuchen große Individuen mit lebhaften Bewegungen, die unter günstigen Nahrungsverhältnissen gelebt hatten, indem sie reichliches und gutes Futter genossen. Dieselben wurden in Wasser, das durch eine CHAMBERLAIN-Kerze filtriert worden war, untergebracht. Das Wasser entstammte dem Behälter, in welchem die das Untersuchungsmaterial liefernde Kultur lebte. Es hatte sich bei einer Reihe von Versuchen mit Infusorien, denen steriliertes Leitungswasser als Medium diente, herausgestellt, daß die Beschaffenheit des Wassers das Versuchsergebnis in sehr hohem Grade beeinflußt. Es mißlangen bisweilen ganze Serien von Versuchen — die Bursarien erwiesen sich dem fließenden Wasser gegenüber sehr empfindlich und gingen am 2. oder 3. Tage, zuweilen selbst noch früher zugrunde. Offenbar ist die einem häufigen Wechsel unterworfene Beschaffenheit des fließenden Wassers hierbei von ausschlaggebender Bedeutung. Dies veranlaßte

mich auch dazu, nur aus Wasserbehältern stammendes Wasser zu den Versuchen zu verwenden. Selbstredend bedeutete ein derartiger Entschluß eine weitere Komplizierung des an und für sich hinreichend schwierigen Verfahrens der Regenerationsversuche an Protisten.

Die zu Dutzenden angestellten Versuche ergaben, daß *Bursaria* verschieden lange, durchaus nicht immer gleich lange Zeit zu hungern vermögen. Eine Anzahl derselben, vermutlich die weniger widerstandsfähigen, welche bereits vor dem Versuche relativ zu darben hatten, weisen bereits am 2. und 3. Tage Depressionsanzeichen auf und büßen die freie Beweglichkeit ein; widerstandsfähige Individuen vermögen im Laufe von mehreren Tagen zu hungern. In vier Versuchen verwandte ich besonders große und in ihren Bewegungen außerordentlich lebhafte Individuen, insgesamt 48 Stück. Nahezu die Hälfte derselben, d. h. 22, hungerten 10 Tage. Von dem Rest brachten es:

16	bis	auf	11	Tage
8	„	„	12	„
5	„	„	13	„
1	„	„	14	„

Hierbei ist zu erwähnen, daß Infusorien, die bedeutende Zeit hungerten, infolge des Hungers ihre komplizierte Organisation einbüßten, namentlich schwand das Peristom, der digestive und der nahrungsaufnehmende Apparat. Um die Rolle der individuellen Veranlagung in möglichst helles Licht zu setzen, führe ich unten das Ergebnis von 10 weiteren Versuchen an.

Tabelle IX.

Am	1.	Tage	gingen (offenbar zufällig)	2	unter.
„	2.	„	„	1	„
„	3.	„	„	0	„
„	4.	„	„	15	„
„	5.	„	„	3	„
„	6.	„	„	7	„
„	7.	„	„	5	„
„	8.	„	„	6	„
„	9.	„	„	2	„
„	10.	„	„	0	„
„	11.	„	„	0	„
„	12.	„	„	1	„
„	13.	„	„	1	„

Wie aus dieser Tabelle zu ersehen, gehen hungernde Infusorien nach einem Zeitraum von 1 bis zu 13 Tagen zugrunde. Das Gesamtergebnis meiner Versuche findet sich auf der weiter unten angeführten

Tabelle, die das Resultat von im ganzen an 150 Tieren angestellten Untersuchungen umfaßt.

Es lassen sich mehrere Etappen der als Folgeerscheinung des Hungers bei Infusorien auftretenden cytologischen Alterationen unterscheiden. Nach Ablauf von 2—3 Tagen, bald früher, bald später, treten Depressionserscheinungen auf, wobei die oben erwähnten Ursachen für den Zeitpunkt ihres Auftretens maßgebend sind. Die Depression macht sich zu allererst am Kern bemerkbar. Es tritt hier eine Granulierung und Bildung kleiner Vakuolen ein. Die einzelnen Kernfragmente weichen auseinander, der Ösophagus verschwindet, das Cytostom wird reduziert. In diesem Stadium tritt auch Deformation des Tierleibes ein. Das Infusorium büßt die längliche Gestalt ein und wird kugelig. Im Verlaufe der Hungervorgänge erfährt der Organismus gleichsam eine Simplizifierung, eine Reduktion zu niederen, minder komplizierten Entwicklungsstufen Fig. 17 (auf Taf. 9) stellt ein Infusorium nach Ablauf von 3 Hungertagen vor. Es ist eine unbedeutende Deformation des Kernes, eine Vermehrung des Kernsaftes und Granulierung zu erkennen. Auf Fig. 18, die ein hungerndes Infusorium am 4. Tage darstellt, ist das Bild der Simplifizierung beträchtlich deutlicher ausgeprägt. Die Gestalt des Tieres ist in geringem Grade alteriert und rundlich-oval. Vorn ist weder ein Mund, noch der Ösophagus, die vorhin deutlich kenntlich waren, wahrnehmbar. Der Kern ist in hohem Maße vakuolisiert. Auf Fig. 19 finden wir ein Infusorium, das mehr denn 6 Tage hungerte. Seine Form ist eine ausgesprochen rundlich-ovale mit sichtlicher Tendenz zur völlig runden. Den Kern repräsentieren mehrere hier und da im Tierleibe zerstreute Chromatinschollen Das Protoplasma ist gleichfalls entartet und läßt eine ausgeprägte spezifische Granulierung erkennen.

Das lokomotorische Vermögen ist vollständig aufgehoben, die Infusorien rotieren an einer Stelle, bisweilen bleiben sie regungslos, der Wimperapparat erscheint in bedeutendem Maße reduziert, jedoch befindet er sich noch in Tätigkeit. Für das dem Tode vorangehende Schlußstadium sind runde Körperform des Versuchstieres, nahezu völlige Regungslosigkeit und endgültige Auflösung des Kernes charakteristisch (s. Fig. 20). Diese Befunde weichen wohl etwas von den Beobachtungen anderer Autoren ab, haben im allgemeinen jedoch auch vieles mit jenen gemein. Das Wesentliche und Beachtenswerte liegt darin, daß die Nekrobiose zuvördert den Kern ergreift und erst zu allerletzt sich auf die Hüllen des Infusoriums erstreckt.

Tabelle X.

Anzahl der Infusorien	Zeitpunkt des Auftretens sichtlicher Depressionserscheinungen	Zeitpunkt des Todes des Infusoriums
5	—	nach 24 Stunden
2	—	„ 2 Tagen
15	nach 30—36 Stunden	„ 3 „
7	„ 2 Tagen	„ 4 „
15	„ 2 „	„ 5 „
27	„ 53—55 Stunden	„ 6 „
15	„ 3 Tagen	„ 8 „
18	„ 3 „	„ 9 „
5	„ 4 „	„ 10 „
6	„ 3—4 „	„ 11 „
2	„ 4 „	„ 12 „
26	„ 5 „	„ 13 „
6	„ 5—6 „	„ 14 „
1	„ 6 „	„ 15 „

Aus der Tabelle ist zu ersehen, daß der Hungertod bei der Mehrzahl der Infusorien am 6.—10. Versuchstage eintritt (mit anderen Worten nach 5—9 Hungertagen). Depressionserscheinungen pflegen jedoch bereits nach Ablauf von 2 Tagen bei den hungernden Tieren aufzutreten, wobei das frühzeitige Auftreten der Depression häufig in keinem Verhältnis zur Lebensdauer und Widerstandsfähigkeit des hungernden Individuums steht. Es geht ein geringer Prozentsatz (4,6 Proz.) der hungernden Infusorien im Laufe der zwei ersten Hungertage zugrunde und diese Fälle bilden gewissermaßen die Ausnahme, offenbar ist der frühzeitige Untergang der Versuchstiere durch zufällige Ursachen bedingt und braucht wohl weiter nicht berücksichtigt zu werden.

Wenn wir uns nun der Frage der Regeneration bei hungernden Individuen zuwenden, so bietet sich uns eine Reihe bemerkenswerter Tatsachen. Ich untersuchte die Regenerationsvorgänge bei Bursarien, die 1, 2, 3 oder 4 Tage hungerten. Infusorien, deren Hungerszeit darüber hinausging, operierte ich nicht, da die Beschaffenheit des Protoplasmas bei solchen eine zu lockere ist und zu hochgradige Vakuolisierung besteht, daß bereits bei Beibringung einer geringen Schnittwunde das gesamte Infusorium zerfällt und das Protoplasma sich nach außen ergießt und der Tod erfolgt.

An einem Infusorium, das 1 oder 2 Tage hungert, sind noch keinerlei augenfällige Abweichungen von der Norm nachzuweisen. Es wird eine derartige *Bursaria* in kleine Teile geschnitten, dieselben werden gemessen. Einige Stunden nach Versuchsbeginn

nimmt man eine Anzahl kleiner, vollständig ausgebildeter Bursarien wahr. Die Dimensionen dieser neugebildeten Infusorien entsprechen denjenigen der Teilstücke, und höchst merkwürdig ist es, daß ich nie ein Wachstum dieser regenerierten Tiere festzustellen vermochte, selbstverständlich unter der Bedingung, daß das Hungern fortdauert. Mit anderen Worten also: werden hungernde Infusorien zur Regeneration von Eingebüßtem gezwungen, so manifestiert sich bei denselben wohl Regenerationsfähigkeit, doch geht ihnen das Wachstumsvermögen ab. Werden die regenerierten kleinen Infusorien gefüttert, so tritt auch Wachstum ein.

Betrachten wir die nachstehende kleine Tabelle, die eine Zusammenstellung von 42 Versuchsergebnissen bietet, so vermögen wir eine Reihe von Schlüssen in betreff der Regenerationsfähigkeit bei Infusorien, die 1—2 Tage hungerten, zu folgern.

Tabelle XI.

Relative Größe der Teilstücke	Kommt es zu Regeneration oder zu Desintegration?	Der Zeitraum, den die Regeneration beansprucht	Größenzunahme des Teilstückes nach Ablauf von 2 Tagen
$^1/_2$—$^1/_{10}$	Regeneration	8—10 Stunden	bleibt aus
$^1/_{10}$—$^1/_{20}$	Regeneration	15—16 „	„ „
$^1/_{25}$—$^1/_{35}$	Regeneration 80 Proz.	15—22 „	„ „
$^1/_{40}$—$^1/_{45}$	Regeneration 40 Proz.	24 „	„ „
$^1/_{50}$—$^1/_{55}$	Regeneration 5 Proz. (nichtregenerierende gehen zugrunde)	24—31 „	„ „

Vor allem sehen wir, daß die Grenzen der Regenerationsfähigkeit sich erweitern (sie rücken von $^1/_{38}$, $^1/_{40}$ bis auf $^1/_{40}$, $^1/_{45}$). Weiterhin ist festzustellen, daß die Intensität des Regenerationsvermögens annähernd die gleiche ist wie bei nicht hungernden Individuen.

Das einem geringen Grade von Hunger ausgesetzte und noch keinerlei Depressionszeichen aufweisende Infusorium erweist sich also mit in geringem Grade gesteigertem Regenerationsvermögen ausgestattet. *Bursaria,* die 3 oder 4 Tage lang hungerten, zeigen bei der Regeneration ein ganz anders geartetes Verhalten. Wie oben erwähnt wurde, findet sich bei einer derartigen im 4. oder 5. Hungertage stehenden *Bursaria* ein intaktes Ectoplasma und beginnende Depression des Endoplasmas, und zwar speziell des Kernes. Es besteht eine allmählich infolge der Ausscheidung von Kernsaft sich entwickelnde Vakuolisation der Chromatingranulationen und Neigung zum Auseinanderweichen der Kernfragmente (Fig. 20 auf Taf. 9). Wir

zertrennen ein derartiges Infusorium in zwei gleich große Stücke, wie Fig. 26 dies veranschaulicht. Bisweilen mißlingt die Operation, geht sie jedoch glücklich vonstatten, so beginnt sehr bald der Formbildungsprozeß und nach Ablauf von einiger Zeit finden wir zwei entsprechend kleine Bursarien vor. Im Vergleich zur normalen Regeneration erscheint hier der formbildende Vorgang verzögert. Ja nicht allein verzögert, sondern auch unvollständig; besonders gilt dies von dem aus dem hinteren Teilstück regenerierten Individuum. Es bilden z. B. bei dem letzteren der Ösophagus und der periciliäre Apparat nur stellenweise Wimpern, dieselben sind kurz, ungleichmäßig, fehlen zum Teil vollständig. Und doch ist die Formenbildung als nahezu abgeschlossen zu erachten. Der Kern eines derartigen regenerierenden Individuums weist bedeutende Alteration auf. Er behält die den Hungerindividuen eigentümliche Vakuolisierung und die verschwommenen Umrisse bei. Augenscheinlich bedingt die Operation ein Fortbestehen des Depressionszustandes des Kernes. Jedenfalls ist das Bild der Kerndepression in viel höherem Maße ausgeprägt, als bei nicht operierten, doch gleichlange Zeit hungernden Tieren. Derartige regenerierte Individuen erweisen sich nicht langlebig und sind in nur sehr geringem Grade lebensfähig. In der Regel gehen sie am nachfolgenden Tage zugrunde, stets aber bedeutend früher als nicht operierte Infusorien. Fütterungsversuche un derartigen Infusorien mißlangen. Doch nehme ich Anstand hieraus den Schluß zu folgern, daß dieselben überhaupt unfähig wären Nahrung aufzunehmen.

Die Merotomie an Bursarien, die im Laufe von 5 Tagen hungerten, ergibt schließlich das folgende Resultat. Wie oben bereits erwähnt, machen sich am 5. Tage Hungererscheinungen nicht nur am Kern, sondern auch am Endoplasma, das vakuolisiert erscheint, bemerkbar, auch die Form des Tieres wird um diesen Zeitpunkt durch die Hungervorgänge alteriert. Es büßt die Gestalt die charakteristischen Kennzeichen ein, das Tier erscheint annähernd oval. Der Kern derartiger Infusorien erweist sich in einem Zustande völliger Depression. Stellenweise hat er sich vollständig in Stücke aufgelöst und erscheint bedeutend reduziert.

Das Umgehen mit derartigen Infusorien ist sehr schwierig. Häufig zerfließen dieselben bei der bloßen Berührung. Bisweilen gelingt es doch, für den Versuch geeignete Teilstücke herzustellen. Unmittelbar nach der Operation nehmen die Teilstücke, es mögen auch noch so große sein, Kugelgestalt an. Selten nur vermochte ich zu beobachten, daß die abgetrennte Vorderhälfte einer *Bursaria*

runde Gestalt nicht annahm, sondern die unbestimmt ovale beibehielt. Die kugeligen Teilstücke setzen auf einer Stelle rotierende Bewegung fort, häufig ist auch diese schwach und träge. Es vermochten keinerlei formbildende Vorgänge festgestellt zu werden. In der Regel gehen solche Teilstücke sehr bald zugrunde; der Untergang tritt um so früher ein, je kleiner das Teilstück ist. Ein Unterschied in dem Verhalten kernhaltiger und kernloser Stücke ist nicht wahrnehmbar. Ist ein Kern in derartigen Teilstücken vorhanden, so stellt er isolierte Schollen vor, die im Endoplasma halb zerfließen.

So können wir also das vorliegende Kapitel in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Bei Hungerinfusorien treten die ersten Depressionsanzeichen am Kern auf; erst späterhin kommt die Depression auch in einer Alteration der Körperform der Protisten zum Ausdruck.

2. Bei hungernden Bursarien ergeben die Veränderungen am Kern annähernd das gleiche Bild, das von anderen Autoren an anderen Hungerinfusorien (*Paramaecium*, *Stentor*) beobachtet wurde.

3. *Bursaria* vermögen dem Hunger 6—15 Tage lang standzuhalten, indem sie diesem Zustande gegenüber ein individuell recht verschiedenes Verhalten bekundet.

4. Die Regenerationsfähigkeit erweist sich bei Individuen, die 1—2 Tage lang hungerten, in geringem Maße gesteigert; die Wiederherstellungsvorgänge verlaufen in völlig normaler Weise.

5. Bei 4—5 Tage lang hungernden Bursarien, deren Kern sich bereits im Depressionsstadium befindet, kommt die Regenerationstätigkeit hauptsächlich in einem formbildenden Prozeß zum Ausdruck, den Sitz der formbildenden Fähigkeit stellt das Ectoplasma vor.

6. Hungernde Individuen, die bereits die Körperform eingebüßt haben, erweisen sich jeglicher Regenerationsfähigkeit bar. All diese Tatsachen bestätigen die in den voraufgegangenen Kapiteln mehrfach erwähnte Annahme, daß bei Protisten das Ectoplasma den Träger der formbildenden Kraft darstellt.

Kapitel IX.

Neutrale Salze, Reaktion des Mediums und Regeneration.

Der Frage über den Einfluß, den Salze, die H^0 und OH'-Ionen, die Reaktion des Mediums auf die Lebensfähigkeit der Protisten

ausüben, widmete ich eine Reihe von Publikationen (SOKOLOFF 1913, 1915, 1921). Wenn wir gegenwärtig an diese Frage herantreten und sie einer Erörterung im Bereiche des Problems der Substanzabsorption durch die Protistenzellen unterwerfen wollten, so würde dieses Unternehmen uns wohl zu weit weg von dem Regenerationsproblem führen. Aus diesem Grunde will ich, ohne in die Tiefe einzudringen, ohne mich bei den Fragen der Biochemie der Zelle aufzuhalten, nur einige Versuche erwähnen, die den Einfluß der Na' und Ca''-Ionen auf die Regenerationsvorgänge dartun und die Beeinflussung dieser Vorgänge durch Veränderungen im Medium nachweisen.

Wie ich bereits bemerkte, kommt es bei der Merotomie zweifellos zu einer Störung des physiologischen Gleichgewichts im Protoplasma; die Störung kann, namentlich bei kleinen Teilstücken, in einer Alteration der Kolloidalstruktur des Eiweißes zum Ausdruck kommen. Wenn die Theorie FISCHER's (Kolloid. Physiologie 1915) zu Recht bestehen bleiben soll, der zufolge in der Liophilie des Eiweißes die Grundlage der Mehrzahl der Lebensprozesse gegeben erscheint, wenn diese Anschauung selbst mit geringen Vorbehalten und Einschränkungen anerkannt wird, so dürften wohl, nach der Terminologie derselben, Teilstücke in höherem Maße als die Gesamtinfusorien der Bezeichnung „Komplex liophiler Kolloide“ entsprechen. Denn bei Teilstücken, insbesondere bei kleinen Teilstücken, erfährt die ectoplasmatische Schicht in der Regel eine erhebliche Störung; selbst wenn dieselben mit einer halbpermeablen Schicht (OVERTON) ausgerüstet sind, erweist sich dieselbe durch die Operation in beträchtlicher Ausdehnung zerstört.

Das Material zu meinen Versuchen stellten wiederum die nämlichen Infusorien: *Spirostomum*, *Dileptus* und *Bursaria*. Wie ich in meiner Publikation [1]) erwähne, legen diese Infusorien Alterationen im äußeren Medium und Salzlösungen gegenüber ein individuell äußerst differierendes Verhalten an den Tag. Von einer Reihe Individuen, die einer Species angehören, gehen die einen später, die anderen bedeutend früher zugrunde. Verwendet man zu dem Versuche relativ hochwertige Lösungen von Chlornatrium, z. B. 0,01 oder 0,001 NaCl, so erweisen sich in der Regel zerstückelte Infusorien weniger lebensfähig als nichtoperierte Tiere.

---

[1]) B. SOKOLOFF: Ionenneutralisation. Veröffentl. d. biol. Laboratoriums Petersburg 1913 (russisch). Auch „Neutralisation des Iones“. C. R. Soc. Biol. 28 VII 1923.

Es wirkt z. B. eine Lösung von 0,001 M. Chlornatrium auf das *Spirostomum* wie ein Giftstoff. Ein mehr als 15—18 stündiger Aufenthalt in dieser Lösung tötet die Infusorien in der Regel. Hierbei wird der Tod durch eine Reihe von Erscheinungen des Absterbens eingeleitet. Bereits nach Ablauf von einigen Stunden werden die Infusorien weniger beweglich, die Wimpern werden starr, ein Teil derselben geht verloren. Die Infusorien deformieren, jedoch sehen sie weder prall gespannt, noch vergrößert aus. Die Giftigkeit dieser Lösung kommt gleichfalls in ihrer Wirkung auf regenerierende Infusorien zum Ausdruck.

Nachstehende Tabelle stellt einen Auszug aus mehreren Tabellen vor, die das Ergebnis von Versuchen mit einer 0,01 M. NaCl-Lösung in *Spirostomum* veranschaulichten. Aus derselben ist zu ersehen, daß diese Chlornatriumlösung den Regenerationsprozeß merklich beeinflußt hat.

Tabelle XII.

Stammort der Teilstücke	Durchschnittliche relative Größe	Lebensdauer des Teilstückes	Dauer der Regeneration
6 mittlere hintere	$^5/_6$	18 Stunden 20 Min.	gegen 5 Stunden
1 „ „	$^4/_5$	15 Stunden	Regeneration nur schwach angedeutet
7 „ „	$^1/_2$	12 „	Regeneration nicht nachweisbar
9 „ „	$^2/_5$	11 „	Regeneration bleibt aus
5 hintere	$^1/_3$	9 „	Regeneration fehlt
4 vordere	$^1/_3$	8 „	„ „
7 „	$^1/_{20}$	4 „	„ „
5 hintere	$^1/_{25}$	7 „	„ „
7 mittlere	$^1/_{22}$	2 „	„ „
4 hintere	$^1/_{40}$	3 „	„ „
5 vordere	$^1/_{35}$	3 „	„ „

Nur bei größeren Teilstücken ist eine Regeneration nachweisbar, auch hier erweist sie sich bedeutend maskiert. Relativ kleine Teilstücke erweisen sich der Wirkung dieser Kochsalzlösung in hohem Maße unterworfen. So vermochte ich mit Ausnahme von 1—2 Fällen bei hinreichend großen ($^2/_3$ des ursprünglichen Volumens) Teilstücken eine Regeneration nicht festzustellen. Je kleiner das Teilstück, desto schneller geht es unter. Die relativ sehr große Schnittfläche spielt eine für das Teilstück deletäre Rolle. In besonders augenfälliger Weise kommt dies an Teilstücken aus der Mitte des Tieres, die zwei Schnitte zu überstehen hatten, und eine hintere und vordere Wundfläche aufweisen, zum Ausdruck. Gerade diese Teilstücke gehen am schleunigsten zugrunde. Bereits nach 2 Stunden setzen

bei diesen Stücken die Auflösung des Kernes, sowie auch andere Desintegrationsanzeichen ein.

Wenn wir nun die Lebensfähigkeit von Teilstücken, die dem Vorderabschnitt des Infusorienleibes entnommen wurden, mit jenem der dem Hinterabschnitte entstammenden Teilstücke vergleichen, so müssen wir feststellen, daß sie in mehr oder weniger gleicher Weise auf die Toxizität der Lösung reagieren und mehr oder weniger gleichzeitig untergehen, nachdem ihnen der Versuch, die eingebüßten Teile wiederherzustellen, mißlang.

Das Ergebnis der Versuche mit einer Lösung von 0,01 M. Chlornatrium spricht dafür, daß die maßgebenden die Regenerationsfähigkeit aufhebenden Faktoren in dem großen Umfange der Schnittfläche und dem Eindringen der Lösung in den Infusorienleib gegeben wird. Je größer das Teilstück, desto schneller schließt und verklebt es die Wundränder und verhütet auf diese Weise die Zerstörung des Protoplasmas durch das eindringende Chlornatrium. Kleine Teilstücke, deren Wundflächen relativ sehr groß sind, vermögen es nicht, der Giftwirkung der Lösung zu widerstehen und gehen sehr bald unter.

Nehmen wir eine bedeutend schwächere Lösung von Chlornatrium und zwar 0,0001 M., so kann bereits eine nur ganz unbedeutende Toxizität für regenerierende Teilstücke festgestellt werden. Selbst mehr als das, es läßt sich sogar ein gewisser regenerationsfördernder Einfluß der schwachen Chlornatriumlösung nachweisen.

Tabelle XIII.

Stammort des Teilstückes	Relative Größe (im Durchschnitt)	Dauer der Regeneration	Lebensdauer
6 mittlere hintere	5/8	4 Stunden 50 Min.	über 24 Stunden
9 „ „	1/2	5 „ 10 „	„
4 hintere	1/4	5 „ 30 „	„ (es kamen Ausnahmen vor)
5 mittlere	1/4	5 „ 40 „	über 24 Stunden
5 vordere	1/4	5 „ 30 „	„
Vom I—8	1/40	6 „ 35 „	„
„ II—8	1/45	6 „ 30 „	„
„ III—9	1/43	6 „ 10 „	„
„ I—9	1/55	12 „ 10 „	„
„ III—8	1/56	11 „ 50 „	(nicht ausnahmslos)
„ I—2	1/65	15 „ 10 „ (es regenerierte 1)	über 24 Stunden
„ II—9	1/67	13 Stunden 40 Min. (es regenerierten 4)	„
„ III—8	1/64	15 Stunden 20 Min. (es regenerierten 2)	„
„ II—8	1/70	(es regenerierten 2)	„
„ II—6	1/75	(es regenerierte 1)	„

Das Studium der vorstehenden Tabellen läßt interessante Einzelheiten erkennen. So erweist es sich, daß die Wiederherstellung eingebüßter Teile bei Bruchstücken, die $^3/_4$ oder $^2/_8$ des ursprünglichen Volumens betragen, gleichschnell vonstatten geht wie im normalen Medium. Oder, mit anderen Worten ausgedrückt: Chlornatrium in einer Lösung von 0,0001 M. hemmt die Regeneration nicht. In zahlreichen einzelnen von mir beobachteten Fällen verlief die Regeneration in der Lösung von 0,0001 M. Chlornatrium in vollendeter Weise, bei einzelnen Bruchstücken war sie selbst erfolgreicher, als dies im natürlichen Medium der Fall zu sein pflegt.

Chlorcalcium in hoher Konzentration übt eine noch deletärere Wirkung aus, als eine entsprechende Lösung von Chlornatrium, die Teilstücke leiden unter dieser Wirkung besonders schwer. Was schwach konzentrierte Lösungen von Chlorcalcium anbetrifft, so deckt sich ihre Wirkung annähernd mit derjenigen der entsprechenden Chlornatriumlösung. Es kann dies aus der nachstehenden Tabelle XIV ersehen werden, die eine Zusammenstellung der Versuche mit einer Lösung von 0,0001 M. Chlorcalcium bietet.

Tabelle XIV.

Stammort des Teilstückes	Relative Größe (im Mittel)	Dauer der Regeneration	Lebensdauer
5 mittlere hintere	$^6/_8$	4 Stunden 20 Minuten	über 28 Stunden
5 „ „	$^6/_{10}$	4 „ 30 „	„
6 „ „	$^1/_3$	3 „ 15 „	„
3 „ „	$^2/_5$	3 „ 50 „	„
Vorn I Segment 4	$^1/_{20}$	6 „ 15 „	„
„ II „ 8	$^1/_{22}$	6 „ 40 „	
„ III „ 9	$^1/_{22}$	6 „ 45 „	
„ I „ 8	$^1/_{40}$	8 „ 15 „	
„ II „ 9	$^1/_{40}$	7 „ 20 „	
„ III „ 9	$^1/_{40}$	8 „ 40 „	
„ III „ 8	$^1/_{60}$	10 „ 15 „ (es regenerierten 4)	Die nicht regenerierenden bleiben größtenteils 24 Std. am Leben
„ II „ 8	$^1/_{62}$	10 Stunden (es regenerierten 6)	
„ III „ 9	$^1/_{65}$	9 Stunden 40 Minuten (es regenerierten 6)	
„ I „ 10	$^1/_{75}$	11 Stunden 20 Minuten (es regenerierten 2)	
„ II „ 8	$^1/_{70}$	11 Stunden 10 Minuten (es regenerierten 6)	
„ II „ 7	$^1/_{75}$	15 Stunden 15 Minuten (es regenerierten 3)	
„ II „ 7	$^1/_{80}$	18 Stunden 15 Minuten (es regenerierten 2)	

Es liegt in der Wirkung der Chlorcalciumlösungen ein beachtenswerter Zug, dessen ich bereits in den vorhergehenden Kapiteln er-

wähnte und der sich darin äußert, daß das Chlorcalcium in sehr schwacher Konzentration die Wundheilung bei Regeneratoren fördert. Besonders augenfällig tritt dies dann zutage, wenn man zn dem Versuche ein Gemisch von NaCl und $CaCl_2$ in einem Verhältnis von $^1/_{10}$ und $^1/_{20}$ verwendet. Ein derartiges Gemisch entbehrt völlig der schädlichen Eigenschaften, welche die Lösungen von Na' und Ca'' in reiner Form, jede für sich verwendet, aufweisen.

An der Hand von Regenerationsversuchen, unter Anwendung eines derartigen Gemisches, ist es ein leichtes, sich von der Richtigkeit obiger Angabe zu überzeugen. Namentlich bei *Spirostomum* und *Bursaria* vermag man festzustellen, daß kleine Bruchstücke, selbst mit umfangreichen Wundflächen, in diesem Medium lebensfähig erscheinen. Bringt man ein derartiges Teilstück in das oben erwähnte Medium, so manifestiert sich nicht nur erhöhte Lebensfähigkeit, sondern auch eine Steigerung der formbildenden Kraft. Mitunter nimmt das Teilstück sehr bald, obzwar nur vorübergehend, die Körperumrisse des ausgewachsenen Infusoriums an, schließlich geht es dennoch zugrunde.

Es können auf Grund unserer Versuche zwei Schlüsse in bezug der Wirkung neutraler Salze auf die Regeneration bei *Spirostomum* gefolgert werden.

1. Daß Teilstücke gegenüber starken Konzentrationen von NaCl und $CaCl_2$ empfindlicher sind als nicht zerstückelte Infusorien.

2. Daß sehr schwache Lösungen von Chlorcalcium, namentlich wenn sie durch eine entsprechende Anzahl von Natriumionen neutralisiert sind, die Lebensfähigkeit kleiner Regeneratoren stimulieren und die formbildende Energie des Ectoplasmas steigern.

Regenerationsversuche mit *Dileptus* in einer Lösung von 0,0001 M. NaCl ergeben die auf Tabelle XV verzeichneten Resultate, die wohl von der relativen Unschädlichkeit des Natriums in der angegebenen Konzentration zeugen.

Eine Lösung von 0,00001 M. NaCl stellt ein noch günstigeres Regenerationsmedium vor. Selbstredend hat eine derartige Lösung als unendlich schwache Konzentration des Chlornatriums zu gelten. Der Gehalt an Ionen sowohl des Natriums als auch des Chlors ist dermaßen verschwindend klein und es steht außer Zweifel, daß ein so winziges Quantum von Chlornatrium den osmotischen Druck wohl in keiner Weise zu erhöhen vermag. Aus diesem Grunde beansprucht diese so schwach konzentrierte Lösung von Chlornatrium unser größtes Interesse: indem man dieselbe als Versuchsmedium verwendet, vermag man sehr wohl eine Reihe der Leitsätze Fischer's

Tabelle XV.

Relative Größe der Regeneratoren	Dauer der Regeneration
Individuum mit abgetragenem Rüssel	
von $^{9}/_{10}$—$^{1}/_{2}$	1 Stunde 30 Minuten
„ $^{1}/_{2}$—$^{1}/_{10}$	2 Stunden 40 Minuten
„ $^{1}/_{10}$—$^{1}/_{20}$	3 „ 45 „
„ $^{1}/_{20}$—$^{1}/_{40}$	4 „ 10 „
„ $^{1}/_{40}$—$^{1}/_{60}$	5 „ 40 „
„ $^{1}/_{60}$—$^{1}/_{70}$	8 „ 5 „
unter $^{1}/_{70}$	8 „ 50 „
	16 „ 20 „ (für 40 Proz. der Versuche)

nachzuprüfen und zu bestätigen, da Fischer von der Kolloidaltheorie des Plasmas ausgehend dem osmotischen Drucke eine äußerst beschränkte Rolle einräumt.

In einem Gemisch von 0,0001 M. CaCl und $CaCl_2$ erfolgt die Abwicklung der Wiederherstellungsvorgänge in noch günstigerer Weise, wie dies aus Tabelle XVI wohl zu ersehen ist.

Tabelle XVI.

Relative Größe der Regeneratoren	Dauer der Regeneration
Individuum mit abgetragenem Rüssel	
von $^{9}/_{10}$—$^{1}/_{2}$	1 Stunde 20 Minuten
„ $^{1}/_{2}$—$^{1}/_{10}$	2 Stunden 10 Minuten
„ $^{1}/_{10}$—$^{1}/_{20}$	3 „ 10 „
„ $^{1}/_{20}$—$^{1}/_{40}$	4 „ 20 „
„ $^{1}/_{40}$—$^{1}/_{60}$	5 „ 10 „
„ $^{1}/_{60}$—$^{1}/_{65}$	7 „ — „
unter $^{1}/_{70}$	8 „ 10 „
	12 „ 15 „ (für 75 Proz. der Versuche)

Die von uns erzielten Befunde bedürfen wohl eine Deutung und lassen wiederum das Problem der Osmose und Ionendiffusion im lebenden Plasma in den Vordergrund treten. Denn der von Woodruff und Bunzel[1]) aufgestellte Satz von der ausschließlichen Bedeutung des Giftigkeitsgrades der „ionic potential“ rollt wohl eine Menge anderer Fragen herauf. Denn wenn einerseits in den Fällen, wo wir mit konzentrierten Lösungen von Chlornatrium und Chlorcalcium operierten, eine osmotische Wirkung nicht in Abrede zu stellen ist, so erscheint doch in einer weiteren Reihe von Versuchen, darin

[1]) Woodruff und Bunzel: The relative Toxicity of various Salts and Acids toward Paramecium. Amer. Journ. Physiol. Vol. 25 p. 190—194.

sehr verdünnte Lösungen der nämlichen Salze das Medium darstellten, eine Osmosewirkung von vornherein ausgeschlossen. Das Problem der Adsorption und Absorption ersteht in seinem vollen Umfange. Denn wie dies Fischer für Muskelgewebe feststellte, so kommt auch eine Reihe anderer Autoren (Prowazek, Koltzoff, Sokoloff) in bezug auf Protozoen zu dem Schluß von der untergeordneten Rolle der Osmose für die Lebensfähigkeit des Protistenleibes. So bemerkt z. B. S. Prowazek [1]): „Es scheint, daß die Farbstoffe in die Protozoenzelle nicht allseitig durch Osmose, sondern lokal durch Adsorption aufgenommen werden" (p. 229). In engster Beziehung zu dem Adsorptionsproblem bei Protisten erscheint die Frage von dem Vorhandensein einer halbpermeablen (Overton'schen) Membran.

Und wenn Fischer die Existenz einer solchen kategorisch in Abrede stellt, so neigt eine Reihe anderer Autoren zur Annahme, daß diese halbdurchlässige Hülle doch bestehen müsse. Jedenfalls muß eine derartige Hülle in einer oder der anderen Gestalt vorhanden sein; am wahrscheinlichsten ist wohl die Annahme, daß sie von einer oberflächlichen Schicht des Plasmas dargestellt wird. Man kann nicht umhin, Lillie's [2]) Darstellung beizustimmen: „It is only necessary to recognise that membranes unequally permeable to anions and cations may play a part assentially identical of the metallic surfaces in batteries. Evidence from many sides indicates that such membranes exists. Further more their existence is a necessary deduction from the ionic theory, which ascribes different diffusion rates different sdlubilities and different nelocities and powers of penetration to the different ions arising from the dissociation of any electrolyta" (p. 718).

Die Adsorption steht jedoch in unmittelbarer Abhängigkeit von der Reaktion des Mediums und wird durch das Vorhandensein freier HO- und OH'-Ionen bedingt. Es ist dies nicht nur für tierische Eier nachgewiesen worden (Loebe, Lillie), sondern auch für Protozoen (Koltzoff, Collett).

Die Reaktion des Mediums stellt einen wesentlichen und kardinalen Punkt vor. Denn unerklärlich erscheint sonst der wohltuende Einfluß der HO- und OH'-Ionen auf die Regeneratoren, und erklärlich ist die Fähigkeit derselben in Chlorcalciumlösungen gesteigerte

---

[1]) Prowazek: Giftwirkung und Protozoenplasma. Arch. f. Protistenk. Bd. 18 p. 221.

[2]) Lillie, Ralph: The Physiology of cell-division. Journ. of Morphology Vol. 22 p. 695 1911.

Vitalität zu bekunden, kommt es doch sonst infolge des abnormen Eindringens von Substanzen ins Protoplasma, das bei Verletzungen stattfindet, zum Absterben der Zelle. Die Außenschicht des Ectoplasmas ist durch die Operation abgetragen, es tritt abnorme Adsorption ein, im Anschluß hieran kommt es auch zur Alteration des Zustandes der liophilen Kolloide. Die letzteren koordinieren aber mit der Reaktion des Mediums. Endler kommt auf Grund seiner Untersuchungen über das Eindringen von Farbstoffen in den Leib der *Spirogyra* im Zusammenhange mit der Konzentration der H·- und OH'-Ionen zu folgendem Ergebnis:

1. OH'-Ionen steigern die Dimensionen sowohl der eindringenden als auch der austretenden basischen Farbstoffpartikeln. Wenn jedoch die Konzentration der OH'-Ionen eine bestimmte Höhe erreicht, so erfährt das Eindringen von Farbstoff eine Unterbrechung.

2. H·-Ionen hemmen das Eindringen von Farbstoff in die Zelle.

3. OH'-Ionen kompensieren den erschwerten Zutritt neutraler Salze durch das Eindringen von Farbstoff; die optimale Konzentration hängt von der Konzentration der neutralen Salze ab.

4. Bei saurer Reaktion beeinflussen die neutralen Salze das Eindringen von Farbstoff bis zu einem bestimmten Säurequantum ($^1/_{12800}$).

5. Bei $^1/_{6400}$ Säure kommt es zur Wendung in der Anionenreihe, die Wendung in der Kationenreihe ist bei $^1/_{6400}$ bereits deutlich ausgeprägt, vollzieht sich jedoch auch bei $^1/_{3400}$ Säure.

Auf Grund dieser Befunde werden die isoelektrischen Punkte im Plasma von *Elodea* bestimmt. Dieselben liegen im Bereiche einer H'-Ionen-Konzentration $1{,}56.10^4$ und $0{,}78.10^4$.

6. Das Ergebnis wird durch die Dauer der Einwirkung der Salzlösung bedingt. Die isolierten Anionen bilden ihre Unwendbarkeit in der nachstehenden Reihe: Nitrat-Chlorid-Citrat-Tartrat.

7. In der Regel dringen saure Farben nicht in die lebende Zelle ein. Geschieht dies aber, so wird das Eindringen der Ionen des Farbstoffes durch Säuren gefördert, durch Alkalien gehemmt.

8. Das Eindringen von amphoterelektrolytischen Farbstoffen in die Zelle wird sowohl durch Säuren als auch durch Basen gefördert.

Ein besonderes Interesse beansprucht in den Endler'schen Versuchen und Schlußfolgerungen die Angabe, daß saure Farbstoffe in der Regel in lebende Zellen nicht eindringen, daß weiterhin, wenn es doch dazu kommt, Säuren das Eindringen von Farbstoffionen fördern, Basen aber hemmen. Es steht diese Angabe in vollem Einklange mit den Fischer'schen

Leitsätzen, denn FISCHER behauptet: „Die saure Reaktion steigert die Liophilie des Eiweißes". Infolge dieser gesteigerten Liophilie kommt es aber zur Ausfällung der Eiweißkörper aus dem kolloidalen vitalen Zustande. Wendet man intravitale Färbung (Methylenblau) an, so ist es unschwer sich davon zu überzeugen, daß eine Azidose des Plasmas in der Regel als Begleiterscheinung der Nekrobiose sich entwickelt. Dies alles insgesamt weist auf die Bedeutung der Reaktion des Mediums für die Lebensfähigkeit der Protisten, im speziellen also auch für deren Regeneration hin.

Behufs des Studiums der Rolle der Säuren bei den Wiederherstellungsvorgängen unternahm ich eine Reihe von Regenerationsversuchen in Medien von variierender Azidität und Alkaleszenz. Diese einander ergänzenden Versuche zerfallen in zwei Serien:

1. Zuvörderst setzte ich dem Medium, das die Regeneratoren aufnahm, organische Säuren und Alkalien in wechselnder Konzentration zu. Hohe Konzentration (z. B. 0,001 M. HCl) üben auf Infusorien einen äußerst deletären Einfluß aus, bedingen schleuniges Einsetzen der Nekrobiose des Plasmas; zur Regeneration kommt es in stark sauren Medien überhaupt nicht. Jedoch auch durch Säuren in schwacher Konzentration wird die Lebensfähigkeit von Infusorienteilstücken auf augenfällige Weise beeinträchtigt. Hier eröffnet sich uns die Tatsache, daß Säuren sehr schwacher Konzentration auf große Teilstücke nicht schädigend einwirken, jedoch den Regenerationsprozeß derselben modifizieren. Kleine Teilstücke werden durch ein derartiges Medium jedoch erheblich geschädigt, indem ihre Regenerationsfähigkeit eine Einbuße erfährt; nicht gar so selten wird dabei der Regenerationsvorgang völlig gehemmt.

Die beiden nachfolgenden Tabellen XVII und XVIII geben eine Zusammenstellung unserer Regenerationsversuche in einem sauren Medium.

Tabelle XVII.
Versuche an *Dileptus* in $0{,}0^5$ HCl.

Relative Größe der Regeneratoren	Dauer der Regeneration
Individuum mit abgetrenntem Rüssel von 9/10—1/2	2 Stunden 45 Minuten
„ 1/2—1/10	4 „ 40 „
„ 1/10—1/20	6 „ 20 „
„ 1/20—1/40	7 „ — „
„ 1/40—1/60	10 „ — „
„ 1/90—1/70	keine Regeneration

Teilstücke, die im Stadium des labilen Gleichgewichts verweilen, gehen bald zugrunde.

Es ist also ein schroffes Zurückgehen der Grenzen der Regenerationsfähigkeit bei Infusorien festzustellen.

Teilstücke, deren relative Größe $^1/_{40}$ beträgt, erweisen sich regenerationsunfähig; nach kurzem Verweilen im Zustande des labilen Gleichgewichtes fallen dieselben der Desintegration anheim.

Tabelle XVIII.
Versuche an *Dileptus* in $0{,}0^7$ HCl.

Relative Größe der Regeneration	Dauer der Regeneration
Exemplar mit abgeschnittenem Rüssel von $^9/_{10}$—$^1/_2$	2 Stunden 45 Minuten
„ $^1/_2$—$^1/_{10}$	3 „ 30 „
„ $^1/_{10}$—$^1/_{20}$	6 „ 50 „
„ $^1/_{20}$—$^1/_{40}$	8 „ — „
„ $^1/_{40}$—$^1/_{60}$	von 10—20 Stunden
„ $^1/_{60}$—$^1/_{70}$	keine Regeneration

Der Einfluß der Azidität des Mediums auf die Regeneration steht in vollem Einklange mit den oben erwähnten Sätzen.

Kleine Regeneratoren, deren physiologisches und biochemisches Gleichgewicht durch die Operation eine Störung erlitten hat, erweisen sich unter dem Einfluß von Säuren nur in sehr geringem Grade fähig, eine normale Adsorption wiederherzustellen. Die Liophilie ihrer kolloidalen Eiweißkörper steigt rapide an und so stellt sich Desintegration ein. Was nun Alkalien anbelangt, so üben dieselben in beträchtlicher Konzentration auf die Regeneration bei Protisten einen deletären Einfluß aus, der der Wirkung entsprechender Säurelösungen analog ist. So wirkt z. B. eine Lösung von 0,01 und 0,001 M. NaCl wie ein Gift. Diese Lösungen setzen dem Leben selbst größerer Teilstücke sehr bald, nach Ablauf von einigen Stunden, ein Ende und verursachen Desintegrationserscheinungen bereits während der ersten Stunden der Versuche.

Eine schwache alkalische Reaktion erweist sich unschädlich und ist selbst von leicht tonisierender Wirkung auf die Regeneration.

Eine weitere Reihe von Versuchen, deren ich an dieser Stelle nur kurz erwähnen will, hatten den Zweck, den Einfluß der Quantität von H·- und OH′-Ionen zu eruieren.

Ich verwandte zu diesem Behufe die von Sörensen (Die Messungen der Wasserstoffionen-Konzentration bei biologischen Prozessen) eingeführten Lösungen.

Am zweckentsprechendsten erwiesen sich Lösungen von Na_2PO_4

Tabelle XIX.
Versuchsergebnisse mit *Dileptus* in $0{,}0^5$ Na_2Co_3.

Relative Größe der Regeneratoren	Dauer der Regeneration
Von $^9/_{10}$—$^1/_2$	3 Stunden — Minuten
„ $^1/_2$—$^1/_{10}$	4 „ — „
„ $^1/_{10}$—$^1/_{20}$	4 „ 40 „
„ $^1/_{20}$—$^1/_{40}$	6 „ 30 „
„ $^1/_{40}$—$^1/_{60}$	8 „ — „
„ $^1/_{60}$—$^1/_{70}$	8 „ und darüber

und Na_3PO_4, denn das erstere gibt der hydrolytischen Spaltung freie Wasserstoffionen ab, das andere bildet freie Hydroxylionen.

Das Versuchsobjekt stellten *Dileptus* und *Bursaria* vor. Am erfolgreichsten vollzog sich die Regeneration bei einem Index von PH = 7,72, mit anderen Worten bei neutraler Reaktion des Mediums. Wenn der Index unter 5 (PH = 4,5) oder bis 6 (PH = 6,2) herabging, wenn die H·-Ionen die OH'-Ionen an Zahl übertrafen und die Reaktion des Mediums folglich sauer wurde, so hatte das dann bei kleinen Teilstücken herabgesetzte Regenerationsfähigkeit zur Folge. Große und mittelgroße Teilstücke erfahren nur bei einem Index, der PH = 4,5 nicht erreichte, eine Alteration. Hierbei bekundete sich auch eine Ungleichartigkeit des Verhaltens von *Dileptus* und *Bursaria.* Der erstere verhielt sich Schwankungen der Azidität des Mediums gegenüber weniger empfindlich. Stieg z. B. der Index um ein Geringes an, etwa bis auf 7,4 und 7,75, wuchs also die Anzahl der OH'-Ionen, so vermochte man bereits an *Bursaria* eine Beeinträchtigung der Lebensfähigkeit nachzuweisen. Offenbar wird dieses Infusorium auch durch eine gesteigerte Alkaleszenz beeinflußt. *Dileptus* bleibt auch einem gelinden Anstieg der Alkaleszenz gegenüber gleichgültig, bisweilen kommt an großen Teilstücken selbst beschleunigte Regeneration zur Beobachtung. Bei einem Index, der über 8 hinausgeht (PH = 8,3, PH = 9,19) beeinträchtigte die Lösung in unbedeutendem Grade die Regenerationsfähigkeit dieses Infusoriums. *Bursaria* hingegen wird von derselben Lösung in beträchtlichem Maße beeinflußt, indem ihre Lebensfähigkeit eine sichtliche Einbuße erleidet. Teilstücke dieses Infusoriums vermochten es nicht, einem Index, der mehr als PH = 8 betrug, standzuhalten.

Wenn wir nun kurz rekapitulieren, so ergibt sich das Nachstehende:

1. Gesamtinfusorien sowie Teilstücke derselben zeigen ein ungleichartiges Verhalten gegenüber einem Wechsel im äußeren Medium

und einer Vermehrung des H·- und OH′-Ionen. Infusorienteilstücke sind gegenüber einem Wechsel im äußeren Medium bei weitem empfindlicher als ganze Infusorien.

2. Je kleiner das Teilstück, in desto höherem Maße unterliegt es dem deletären Einfluß alterierter äußerer Verhältnisse. Hierbei spielt die Größe der Wunde eine bedeutende Rolle (Umfang der Wunde = abgetragenes Ectoplasma).

3. Die Ionen Na′ und Ca″ üben in sehr schwachen Konzentrationen eine die Regeneration stimulierende Wirkung aus. Namentlich gilt dies von Gemischen von Na′ und Ca″, in denen die das Plasma schädigende Wirkung neutralisiert wird.

4. Die Ionen Ca″ üben eine spezifische Wirkung auf die formbildende Kraft aus.

5. Die Anzahl der Ionen H· und OH′ ist von enormer Bedeutung, besonders für die Regeneration kleiner Teilstücke. Selbst eine geringe Herabsetzung des Index PH, mithin also die Steigerung der Azidität hebt den Regenerationsprozeß bei Infusorien auf.

6. Eine Steigerung des Index PH (über 8 hinaus) ist für *Dileptus* indifferent, für *Bursaria* jedoch deletär.

7. Fischer's Theorie, der zufolge der Tierleib einen Komplex von liophilen und liophoben Eiweißkörpern darstellt, ist mit den an Protozoen zutage tretenden Erscheinungen nicht in vollen Einklang zu bringen. Eine große Bedeutung kommt hier der Läsion der Oberflächenschicht, mithin der alterierten Diffusion der Ionen ins Plasma zu. Das Vorhandensein einer halbdurchlässigen (Overton) Membran, die in cytologischer und physikalischer Beziehung ein Oberflächenhäutchen am Ectoplasma des Protisten (bei Gregarinen eine gallertige Substanz) darstellt, erscheint wahrscheinlich. In vollständiger Übereinstimmung mit Fischer's Versuchen läßt sich infolge des Eindringens von H·- und OH′-Ionen gesteigerte Liophilie des Plasmas im Regenerator nachweisen, diese gesteigerte Liophilie hat Nekrobiose und Absterben des Plasmas zur Folge. Je kleiner das Teilstück, in desto geringerem Maße vermag es den H·- und OH′-Ionen zu widerstehen, desto schneller erfolgt also sein Untergang. Es stellt mithin der Tierleib, vom Gesichtspunkte der Regenerations- und Lebensfähigkeit aus betrachtet, den Träger eines bestimmten Maßes von Energie vor, das unter dem Einflusse äußerer Verhältnisse ansteigen oder sinken kann, jedoch stets den Charakter einer Energie sui generis wahrt.

Kapitel X.

Allgemeine Bemerkungen.

Das Problem der Regeneration bei Protozoen birgt eine Reihe von Fragen, die der Lösung harren und ein besonderes Interesse beanspruchen. Diese Fragen betreffen insgesamt das Wesen des Regenerationsprozesses, sind eng miteinander verknüpft, keine von ihnen läßt separate Behandlung zu, duldet keine Trennung von den unergründlichen Problemen des Lebens und Sterbens der Protozoen. Eines der Gebiete, darauf sich diese Fragen erstrecken, ist die Adsorption von Elementen aus dem äußeren Medium durch die Zelle und im speziellen durch Zellenbruchstücke (Regeneratoren); diese Frage ist in der vorliegenden Veröffentlichung nur flüchtig gestreift worden; dasselbe gilt auch von der halbpermeablen Membran. Dennoch vermögen an Zellen angestellte merotomische Versuche auch in dieses Gebiet einiges Licht zu bringen.

In der Reihe der Fragen, die das Regenerationsproblem aufrollt, fesseln drei das besondere Interesse der Forscher, sowohl infolge der eminenten Bedeutung, die diese Tatsache für die Ergründung der Regenerationsvorgänge besitzen, als auch infolge ihrer bislang unzureichenden Klärung und der bisher schwankenden Ergebnisse der diesbezüglichen Forschung.

In erster Linie gehört hierher die Frage von der minimalen zur Regeneration erforderlichen Organisation. Lillie kam an der Hand von Regenerationsversuchen an *Stentor* zu dem Ergebnis, daß Bruchstücke unter $^1/_{27}$ der ursprünglichen Größe dieses Protisten regenerationsunfähig sind und schloß daraus, daß es zur Regeneration einer „minimal organisation mass“ bedarf. Ich wies darauf hin, daß dieser Schluß eine weitere Erläuterung erfordert, daß eine inhaltliche Ausgestaltung desselben not tut. Durch eine Reihe von Versuchen lieferte ich den Nachweis dafür, daß die Grenze der minimalen Organisation erheblichen Schwankungen unterliegt und bei den verschiedenen Infusorienarten große Differenzen aufweist. Bei *Bursaria* z. B. entspricht sie den von Lillie und Morgan für *Stentor* angegebenen Werten. Bei anderen Infusorien ist die zur Regeneration erforderliche Organisation bedeutend geringer und kann bis auf $^1/_{80}$ der ursprünglichen Größe herabgehen. Was ist es aber überhaupt, das die minimale Organisation bedingt und für dieselbe maßgebend erscheint? Weshalb vermögen kleine Bruchstücke nicht zu regenerieren? Ich sprach meine Ansicht darüber aus und

stützte sie durch eine Reihe von Tatsachen: es liegt hier zu allererst an der Technik des Experiments. Denn zur Erzielung sehr kleiner, doch kernhaltiger Bruchstücke sind tiefgreifende Verletzungen unvermeidlich. Diese vermag die Zelle nicht zu ertragen und geht infolgedessen unter. Zugleich werden herabgesetzte Vitalität und Verzögerung oder völliges Ausbleiben der Regeneration durch die alterierte Adsorption des Plasmas bedingt, die wiederum infolge der umfangreichen, dem Plasma bei der Operation beigebrachten Wunden eintritt. Es erleidet zuvörderst die normale Adsorption der HO- und OH'-Ionen eine Störung, es ändert sich der Aziditätsgrad des Bruchstückes, es steigt die Liophilie der Kolloide der Zelle, es kommt auf diese Weise zum Untergange des Bruchstückes. Es stellt also, um bei der Bezeichnung Lillie's zu bleiben, die Grenze der „minimalen Organisation“ keineswegs etwas Beständiges vor, es unterliegt dieselbe durch äußere Verhältnisse bedingten Schwankungen.

Meine Ansicht, die vorerst nur eine Arbeitshypothese darstellen will, lautet: die Fähigkeiten der „minimalen Organisation“ müssen sich selbst an unendlich kleinen Teilstücken nachweisen lassen können. Es ist dies eine Aufgabe der Technik, eine Frage der Zeit.

Eine weitere, mit der vorhergehenden innig verknüpfte Frage stellt der Zustand des labilen Gleichgewichts vor, der sich in charakteristischer und deutlich ausgeprägter Weise an relativ kleinen Teilstücken manifestiert. Es ist dies der Zustand, der weder Regeneration noch Desintegration vorstellt und in unmittelbarem Anschluß an die Operation einsetzt; derselbe kann von verschieden langer Dauer sein. Bei kleinen Bruchstücken führt er zu Desintegration, bei größeren zu Regeneration. Dieser Zustand wird wesentlich durch die gestörte Kern-Plasmarelation bedingt. Es ist dies daraus zu ersehen, daß Bruchstücke, die Kernfragmente von geringer Größe enthalten, in denen mithin mehr oder weniger normale Beziehungen zwischen Kern und Plasma bestehen, nach nur sehr kurzem Verweilen im Zustande des labilen Gleichgewichts sich auf die Bahn der Regeneration begeben. Neben der gestörten Kernplasmarelation kommt für die Genese dieses Zustandes die bei der Operation gesetzte Verletzung in Betracht, die eine von der Form abweichende Funktion des Plasmas im Gefolge hat.

Die Frage von der Bedeutung, die dem Kern bei der Regeneration zukommt, erfreut sich bereits seit langer Zeit eines ausnehmenden Interesses seitens der gelehrten Forscher. Die einen legen dem Kern eine ausschlaggebende Bedeutung bei, andere, wie

z. B. Gruber, sind der Ansicht, daß zur Regeneration es weniger des Kernes, als eigentlich der Chromatine bedarf. Dennoch bleibt die These bestehen, daß zur Regeneration ein wenn auch noch so kleiner Teil eines Kernfragmentes unentbehrlich ist. Diese allgemeine Regel bedarf jedoch bedeutender und wesentlicher Erläuterungen und Ergänzungen. Über Regeneration kernloser Bruchstücke angestellte Untersuchungen ergeben, daß partielle Regeneration, speziell formbildende Vorgänge auch in Abwesenheit von Kernfragmenten in der Zelle (im Regenerator) sich vollziehen kann. In derartigen Fällen erweist sich die Regeneration stets unvollständig, kernlose Regeneratoren sind stets auch mit zeitlich beschränkter Lebensfähigkeit ausgestattet. Nach Ablauf von einiger Zeit gehen derartige regenerierte Teilstücke dennoch zugrunde. Die Untersuchung und ein Studium solcher Teilstücke, sowie vergleichende Beobachtungen der Lebenstätigkeit kernloser und kernhaltiger Bruchstücke gestatten den Schluß, daß die Anwesenheit des Kernes in geringerem Maße für das Zustandekommen der Regeneration im engen Sinne des Wortes, als für die Lebensfähigkeit der Teilstücke unentbehrlich ist. Das Fehlen des Kernes bedeutet offensichtlich eine Störung der wesentlichen Lebensvorgänge in der Zelle, die Regeneration kann nicht zum Abschluß kommen, da der Prozeß des Absterbens des Plasmas seine Auflösung einsetzt. Auf Grund der Beobachtungen über wiederum nur partielle und unvollständige Regeneration bei kernlosen Teilstücken von Wärmekulturinfusorien glaube ich annehmen zu dürfen, daß die chromidialen Einsehlüsse, die ich in derartigen Teilstücken nachwies, den Regenerationsprozeß in nur unbedeutendem Maße fördern und ein Kernfragment zu ersetzen keineswegs imstande sind. Es erscheint also der Schluß berechtigt, daß nicht das Chromatin als solches, sondern der Kern oder Teile desselben als organisiertes Ganzes zu einer vollständigen Regeneration unentbehrlich sind.

Die Untersuchung kernloser Teilstücke rollt die Frage über die Lokalisation des Regenerationsvermögens auf. Es will hierbei weniger die Lokalisation in bestimmten Körperregionen des Infusoriums gemeint sein, sondern mehr die Verteilung auf die diversen protoplasmatischen Schichten der Zelle. Tatsächlich ist eine auch nur irgend ausgesprochene Lokalisation des Regenerationsvermögens im Körper des Protisten nicht nachzuweisen. Bei einzelnen Infusorien regenerieren dem vorderen Körperabschnitte entnommene Teilstücke schneller und erfolgreicher, bei anderen wiederum solche, die dem Hinterabschnitte entstammen, bei einer dritten Spezies regenerieren

wie Vorder- so auch Hinterstücke in gleicher Weise. Die Differenzen, soweit solche überhaupt bestehen, werden durch rein morphologische oder physikalische Eigentümlichkeiten dieser oder der anderen Infusorien bedingt, z. B. durch die Lage des Kernes, des Cystostoms und ähnliches. Der Befund ändert sich entschieden, wenn wir uns dem Studium der Rollen des Ectoplasmas und des Endoplasmas bei der Regeneration der Protisten zuwenden. Jede dieser Schichten bekundet ein grundverschiedenes Verhalten; der Unterschied tritt mit augenfälliger Klarheit bei der partiellen Regeneration kleiner kernloser Bruchstücke zutage. Die formbildende Kraft hat ihren Sitz im Endoplasma. Die Bedeutung des letzteren offenbart sich gerade bei den Protisten. Das Streben zur Formbildung ist selbst bei ausnehmend kleinen Ectoplasmabruchstücken nachweisbar. Diese Rolle des Ectoplasmas, auf die Prowazek hingewiesen, fand in meinen an einer Reihe von Protisten angestellten Versuchen eine Bestätigung. Meine Untersuchungen an Hungerinfusorien, die Alterationen, die im Gefolge des Hungerns der Regenerationsprozeß erfährt, erhärten nochmals die Rolle und die Bedeutung des Ectoplasmas. Diese Zergliederung des Wesens des Regenerationsprozeses bei Protisten in einen Vorgang der eigentlichen Formbildung einerseits und einen Wiederherstellungsvorgang in weiterem Sinne des Wortes andererseits bringt einiges Licht auch in die Frage darüber, was ein Infusorium überhaupt, vom Gesichtspunkte der Regenerationsprozesse aus betrachtet, darstellte. Erscheint die Auffassung, daß ein Infusorium ein „äquipotentielles System“, im Sinne, den Hans Driesch (Vitalismus als Lehre usw.) dieser Bezeichnung beilegt, gerechtfertigt?

Insofern, als die formbildende Kraft ihren Sitz im Ectoplasma hat und die Regeneration selbst nur bei einem bestimmten Verhältnis zwischen Kern und Plasma möglich wird, sehen wir uns gezwungen, das Infusorium, um bei der nämlichen Terminologie zu bleiben, als unbestimmt „partiell-äquipotentielles System“ gelten zu lassen.

Je tiefer man in die Erkenntnis des Wiederherstellungsprozesses bei Infusorien eindringt, um so mehr wächst die Überzeugung von dem enormen Grade des Regenerationsvermögens derselben.

Denn die Ausnahmen, z. B. die geringe Regenerationsfähigkeit bei einzelnen Spezies (*Paramaecium*, *Frontonia*) werden nur durch Ursachen rein technischer Natur bedingt (Gestalt des Kernes u. a. m.), die die Darstellung sehr kleiner Bruchstücke vereiteln. Diejenigen

Spezies, deren Bau ein unbeschränktes Experimentieren ermöglicht, bekunden sehr bedeutende Regenerationsfähigkeit, selbst aus kleinsten Bruchstücken heraus. Namentlich gilt das letztere vom Ectoplasma. Ein winziges Ectoplasmabruchstück zeigt Tendenz zur Formbildung und bringt es unter günstigen Umständen zur Gestalt eines ganzen Protisten. Ein kleines *Dileptus*-Bruchstück, das jeglicher für das ausgewachsene Tier charakteristischer Züge entbehrt, birgt ein Maß an potentieller Energie, die im Verlaufe weniger Stunden ein vollständig differenziertes, mit einem höchst komplizierten Leibe ausgestattetes Individuum herstellt. Die sämtlichen an Protozoen zur Beobachtung gelangenden Erscheinungen sind den Manifestationen der Regenerationsfähigkeit bei Vielzelligen zumindest ebenbürtig, wenn selbst nicht überlegen, und zeugen zugunsten der Autonomie der Lebensphänomene, sie beweisen gleichfalls, daß die Auffassung der Lebensphänomene als Ausdruck einer physikalisch-chemischen Vielgestaltigkeit nicht stichhaltig ist. Wenn jedoch der von den „Maschinentheoretikern" eingeschlagene Pfad nicht zum Ziele zu führen vermag, so gilt dies in gleichem Grade von der Bahn, auf die der zeitgenössische Neovitalismus von H. Driesch sich begeben hat.

Denn die Anerkennung der Entelechie, die keine Energie vorstellen soll, eines quantitativen Charakters entbehrt und den Kategorien und der Ordnung aprioristisch-synthetischer Auffassungen angehört, gibt dem experimentierenden Biologen auch nicht eine geeignete Arbeitshypothese in die Hand.

Zugleich aber überzeugt uns das Studium der Regeneration nicht nur von dem Obwalten der Zweckmäßigkeit im Sinne einer Kanti'schen Kategorie, sondern auch von der Begabung des Organismus mit einer besonderen spezifischen Energie, die den Organismus befähigt, aus Bruchstücken von sehr geringer Größe ein Ganzes wiederherzustellen.

Die Erforschung der Grenzen dieser Energie, ihrer Gesetze und Formeln stellt vielleicht den Weg vor zur Erkenntnis der fundamentalen Lebensgesetze.

Zusammenfassung.

1. Unter den Protozoen besitzen die Schmarotzer das am schwächsten ausgeprägte Regenerationsvermögen. Jedoch auch dieses herabgesetzte Wiederherstellungsvermögen erscheint maskiert angesichts der Unmöglichkeit, ein für die Schmarotzer geeignetes

Medium zu schaffen. An den schmarotzenden Infusorien *Opalina ranarum* und *Anoplophrya filum* sowie an den Gregarinen *Stenophora juli* und *Gregarina salpae* angestellte Versuche zeigen, daß die genannten Protisten zu partieller Regeneration fähig sind.

2. Die Grenzen der Regenerationsfähigkeit oder nach LILLIE's Terminologie die „minimal organisation mass“ differiert bei den einzelnen Infusorien. So liegt die Grenze der Regenerationsfähigkeit von *Spirostomum* zwischen $^1/_{53}$ und $^1/_{69}$ der ursprünglichen Größe des betreffenden Infusoriums. Bei *Dileptus* wird die Grenze der Regenerationsfähigkeit mit etwa $^1/_{70}$—$^1/_{75}$ der ursprünglichen Größe erreicht. Hierbei kommt der absoluten Größe des Teilstückes eine Bedeutung für die Regenerationsfähigkeit desselben nicht zu.

3. Die Kraft (die Intensität) des Regenerationsvorganges wird durch die (relative, das Verhältnis zum ursprünglichen Volumen des Tierleibes ausdrückende) Größe des Regenerators bedingt. Je größer das betreffende Teilstück ist, desto schneller vollzieht sich der Wiederaufbau zum vollständigen Individuum. Kleinere Teilstücke bedürfen zum Abschluß der Wiederherstellung längerer Zeit. Bei sehr kleinen Teilstücken ist die Intensität der Wiederherstellung minimal und häufig gleich Null. Ist das letztere der Fall, dann gehen die Teilstücke, nachdem sie einige Zeit im Stadium des labilen Gleichgewichts verweilten, zugrunde.

4. Das Stadium des labilen Gleichgewichts, dem sehr kleine Teilstücke nach der Operation anheimfallen, steht mit der Störung der Kernplasmarelation in funktionellem Zusammenhange. Teilstücke, die im Verhältnis zur Masse des Plasmas einen Überschuß an Kernsubstanz aufweisen, regenerieren schwieriger als solche, deren Kernplasmarelation bestehen blieb.

5. Bisweilen wird die Regeneration durch die Resorption der überschüssigen Kernsubstanz eingeleitet.

6. Die „minimal organisation mass“, die LILLIE als für die Regeneration maßgebenden Faktor aufstellt, wird häufig durch die Operationstechnik bedingt. Oft bleibt Regeneration aus dem einzigen Grunde aus, daß zu ausgedehnte Flächen von Ectoplasma abgetragen oder weil zu umfangreiche Wunden gesetzt wurden. Die Ecto- und Endoplasmarelation muß in gleicher Weise gewahrt werden wie die Kernplasmarelation.

7. Das Studium der Regeneration kernloser Stücke führt zu der Annahme, daß gerade das Ectoplasma den Träger der formbildenden Kraft vorstellt, daß die Rolle des Kernes sich auf die Regulierung der fundamentalen Lebensprozesse in der Zelle beschränkt.

8. Als allgemeine Regel muß gelten, daß der Kern nicht zur Formbildung des Teilstückes notwendig ist, wohl aber für die Lebenstätigkeit des Stückes. Hierbei ist die Erklärung dafür zu suchen, daß kernlose Teilstücke den Regenerationsvorgang nicht zum Abschluß bringen können und untergehen.

9. Die Chromidien, die sich in Wärmekulturen entnommenen Regeneratoren finden, vermögen es nicht, ein organisiertes Kernfragment zu ersetzen. Für den Abschluß der Regeneration bedarf es weniger des Chromatins, sondern in weit höherem Grade des Kernes, als des das Leben der Zelle regulierenden Zentrums.

10. Die Untersuchungen über den Einfluß des Hungers auf die Regeneration ergaben das Nachfolgende:

a) Depressionserscheinungen setzen bei Hungerbursarien am 2. oder 3. Hungertage ein und betreffen zuvörderst den Kern, indem dessen Form und innere Struktur alterieren.

b) Während der beiden ersten Hungertage, also ehe Depressionserscheinungen aufgetreten sind, kommt es bei Infusorien zu einer geringen Steigerung des Regenerationsvermögens.

c) 4 Tage lang hungernde Infusorien bewahren die formbildende Kraft, deren Sitz in dem depressionsfreien Ectoplasma zu suchen ist. Der eigentliche Regenerationsprozeß kommt nicht zum Abschluß.

d) An Infusorien, die mehr als 5 Tage hungern und eine Deformation erlitten haben, ist Regeneration nicht nachweisbar.

11. Über den Einfluß der Anionen und Kationen kann ausgesagt werden:

a) Gegenüber einem Wechsel im umgebenden Medium sowie einer Vermehrung der H·- und OH'-Ionen äußern Gesamtinfusorien ein andersgeartetes Verhalten als einzelne Teilstücke derselben. Teilstücke erweisen sich Änderungen im Medium gegenüber bei weitem empfindlicher als ganze Infusorien.

b) Na'- und Ca''-Ionen üben in sehr schwacher Konzentration einen regenerationsstimulierenden Einfluß aus. Besonders ist dies der Fall, wenn Mischungen von Na' und Ca'' verwendet, also die Giftwirkung derselben auf das Plasma neutralisiert wird.

c) Ca''-Ionen haben einen spezifischen Einfluß auf das formbildende Vermögen.

d) Die Menge der H·- und OH'' ist, besonders für die Regeneration kleiner Teilstücke, von großer Bedeutung. Eine selbst geringfügige Herabsetzung des Index PH, also das Ansteigen der Azidität, hebt den Regenerationsprozeß bei Infusorien vollständig auf.

e) Eine Steigerung des Index PH (über 8 hinaus) ist für *Dileptus* belanglos, jedoch für *Bursaria* äußerst deletär.

Zum Schluß erachte ich es für eine angenehme Pflicht, meinen Kollegen Prof. Metalnikoff und Prof. Valentin Dogiel, sowie dem Direktor der zoologischen Station zu Villefranche Prof. M. Davidoff für das meiner Arbeit freundlich entgegengebrachte Interesse hiermit meine Erkenntlichkeit auszusprechen.

Villefranche-sur-Mer, Station zoologique,
1. September 1922.

Literaturverzeichnis.

a) Physiologische Regeneration.

Balbiani, E.: Etude sur le Loxode. Ann. Micrograph. T. 2 1890.
—: Sur les regenerations successives du péristome, comme caractère d'âge chez les Stentors. Zool. Anz. 1891.
Brauer, A.: Bursaria truncatella unter Berücksichtigung anderer Heterotrichen und der Vorticellinen. Jen. Zeitschr. f. Nat. Bd. 19.
Bütschli, O.: Bronn's Klassen und Ordnungen 1887—1889 p. 1569.
Eberlein, R.: Über die im Wiederkäuermagen vorkommenden ciliaten Infusorien. Dissertation. Berlin 1894.
Engelmann: Zur Naturgeschichte der Infusionstiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 11 1862.
Hertwig, R.: Über die Conjugation der Infusorien. Abh. d. bayr. Akad. f. Wiss. Bd. 17 1889.
—: Über den Bau und die Entwicklung der Spirochona gemmipara. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 11 1877.
Günther, A.: Untersuchungen über die im Magen unserer Hauswiederkäuer vorkommenden Wimperinfusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 65 1899.
Johnson, H.: A contribution to the morphology and biology of the Stentors. Journ. Morphol. Vol. 8.
Lund, E.: Reversibility of morphogenetic processes in Bursaria. Journ. of exper. Zool. Vol. 24.
Maupas: Sur la conjugaison des Infusoires ciliés. C. R. Acad. Sc. Paris T. 102.
—: Sur la conjugaison des Paramecies. Ibid. T. 103.
—: Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés. Arch. Zool. Exp. (2) T. 17 1889.
Prowazek, S.: Degenerative Hyperregeneration bei den Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 3.
Przibram, H: Experimental-Zoologie. Regeneration S. 4—5 1909.
Schuberg: Zur Kenntnis des Teilungsvorganges bei Euplotes patella. Verh. nat.-med. Ver. Heidelberg Bd. 6.
—: Zur Kenntnis des Stentor coeruleus. Zool. Jahrb. (Anat. u. Ont.) Bd. 4 1890.
—: Die Protozoen des Wiederkäuermagens. Ibid. Bd. 5 1891.
Stein, Fr.: Der Organismus der Infusionstiere Bd. 1 1859 u. Abt. 2 1867.
—: Die Infusionstiere auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht. Leipzig 1854.

Sterki, V.: Beiträge zur Morphologie der Oxytrichinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 31.
Wallengren, H.: Studien öfver ciliata Infusorien. Lunds Univ. Arskrift Vol. 30 1894 u. 1900.
—: Über die totale Conjugation bei Vorticellina. Biol. Centralbl. Bd. 19.
—: Neubildung und Resorptionsprozeß bei der Teilung der hypotrichen Infusorien. Zool. Jahrb. (Anat. u. Ont.) Bd. 15.

b) Regeneration und Merotomie.

Balbiani, E.: Les organismes unicellulaires. Journ. de Micr. Pell. Vol. 259.
—: Recherches expér. sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Contribution à l'étude du rôle physiologique du noyau cellulaire. Rec. Zool. Suisse 1888.
—: Sur la formation des Monstres doubles chez les infusoires. Journ. de l'Anat. et de la Phys. T. 27 1891.
—: Nouvelles recherches expér. sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Ier Ann. de micr. Paris T. 4, IIme ibid. 5 1893.
—: Sur la structure et le division du noyau. Ibid. T. 7.
Balkwill and Wright: Trans. R. Irish. Acad. Vol. 28 1885.
Bateson, W.: Proceedings of Zool. Soc. 1890.
Brady, H.: The voyage of H. M. Challenger Rep. on the Foraminifera. Zool. IX 1883.
Brandt, K.: Über Actinosphaerium Eichhorni. Dissertation. Halle 1877.
Calkins, G.: Regeneration and Cell-Division in Uronychia. Journ. of exper. Zool. Vol. 1 1911.
—: Effects produced by cutting Paramecium cells. Biol. Bull. Vol. 21 1911.
—: Cell Division and Cell Regeneration. Uronychia transfuga. Proc. Soc. Biol. M. Vol. 8.
—: General Biology of the Protozoen life Cycle. Amer. Nat. 257.
Carpenter: Report on the specimens of the genus Orbitolites. Challenger Zool. Vol. 7.
Clarapède Lachmann: Etudes sur les infusoires et les rhizopodes. Mém. Inst. Génévoise T. 5 1858.
Dawson: Canadian Naturalist 1870.
Delage et Hérouard: Zoologie Concrete T. 1 p. 427 1896.
Dembowski, J.: Versuche über die Merotomie der Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. 29.
Doflein, T.: Lehrbuch der Protozoenk. Jena 1911.
Dujardin, F.: Memoires sur l'organisation des infusoires. Ann. sc. nat. (2) Zool. T. 10 1838.
—: Histoire Nat. de Zoophytes. Infusorienatlas 1841.
Ehrenberg, Chr.: Infusorienatlas 1838 p. 371.
Eichhorn, F.: Zugabe zu Beiträgen der Kleinen wässertiere. 1783.
Ellis, J.: Observations on a partic. manner of increase in the animalcula of veg. infus. Phil. Trans. 1769.
Fauré-Fremiet: Sur un cas de monstruosité chez Stentor coeruleus. Arch. d'Anat. Microsc. T. 8 1905.
—: La division de l'Urostyla grandis. Expériences de Mérotomie. Bull. Soc. France Belge T. 44.
Greeff, R.: Über Actinophrys Eichhorni und einen neuen Süßwasserrhizopoden, besonders in Rücksicht auf Teilbarkeit derselben. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 3 1867.

Gregory, Louise: Observations on the Life History of Tillina magna. Journ. exper. Zool. Vol. 6.

Grosse-Allermann, W.: Studien über Amoeba terricola Gr. Arch. f. Protistenk. Bd. 17.

Gruber, A.: Untersuchungen über einige Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38, auch Zool. Anz. Bd. 118.

—: Über Einflußlosigkeit des Kernes auf die Bewegung, die Ernährung und das Wachstum einzelner Tiere. Biol. Centralbl. Bd. 3 1883.

—: Über künstliche Teilung bei Infusorien. Ibid. Bd. 4 u. 5 1885/86.

—: Beiträge zur Kenntnis der Physiologie und Biologie der Protozoen. Ber. d. naturf. Ges. Freiburg Bd. 1 1886 und Ann. Mag. Vol. 17.

—: Mikroskopische Vivisection. Ber. d. naturf. Ges. Bd. 7 1393.

Gruber, Karl: Biologische und experimentelle Untersuchungen an Amoeba proteus. Arch. f. Protistenk. Bd. 25.

Guanzati, L.: Osservazione e sperienze int. un prodig. animaluccio delle infusioni. Opusc. scelti s. scienze eds. arti Milano 1797, auch: Siebold. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 6.

Haeckel, E.: Monographie der Moneren. Jenaer Zeitschr. Bd. 4 1868.

—: Studien über Moneren und andere Protisten. Biolog. Studien H. 1 Leipzig 1870.

Hewitt, J.: Regeneration of pleurotricha after merotomy with reference especially to the number of micronuclei and the occurence of uninucleate cells. Biol. Bull. Vol. 27 1914.

Hofer, B.: Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kernes auf das Protoplasma. Jenaer Zeitschr. Bd. 24 1890.

Holmes, S.: The Behavior of Loxophyllum and its relation to regeneration. Journ. f. exper. Zool. Bd. 4 1907.

Hübner, O.: Neue Versuche aus dem Gebiete der Regeneration und ihre Beziehungen zu Anpassungserscheinungen. Zool. Jahrb. (Abt. Syst) Bd. 15 1902.

Jensen, P.: Über individuelle physiologische Untersuchungen z. w. Zellen der gleichen Art. Pflüger's Archiv Bd. 62 1895.

—: Untersuchungen über Protoplasmamechanik. Arch. Ges. Phys. Bd. 87.

Johnson, H.: Contribution to the Morphology and Biology of the Stentors. Journ. of Morphology Vol. 8 1893.

Ishikawa, Hid.: Wundheilungs- und Regenerationsvorgänge bei Infusorien. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 35.

Kofoid, C.: Exuviation, autotomy and regeneration in Ceratium. Univ. of Calif. Publ. Zool. Vol. 4 1908. (Bericht Erg. An. u. Ent. Bd. 18.)

Kuschakewitsch, S.: Beobachtungen über vegetative, degenerative und germinative Vorgänge bei den Gregarinen des Mehlwurmdarms. Arch. f. Protistenk. Suppl. I 1907.

Labbé, A.: Rech. Zool. et Biol. s. l. parasit. endoglob. d. sang des Vertebrés. Arch. Zool. expér. et gén. T. 2 1894.

Le Dantec, F.: La régénération du micronucleus chez quelques Infusoires ciliés. Compt. Rend. T. 125, aussi: C. R. Soc. Biol. Paris 382—385 1897.

—: Du rapport de la forme générale à la composition du corps chez les Protozoaires. Compt. Rend. T. 120.

—: Etudes biologiques comparatives sur les Rhizopodes lobés et réticulés d'eau douce. Bull. Sc. France-Belge T. 26.

Léger et Dubosq: Les grégarines et l'épithélium intestinal chez les Trachéates. Arch. de Parasit. T. 6 1902.

Léger et Dubosq: Nouvelles récherches sur les Grégarines et l'épithélium intestinal des Trachéates. Arch. f. Protistenk. Bd. 4.

Lewin, K.: Nuclear Relations of Paramaecium caudatum during the asexual period. Prelim. Comm. Proc. Cambridge Phil. Soc. Vol. 16 1914.

—: The Behavior of the Infusorian Micronucleus in Regeneration. Proc. R. Soc. London Vol. 84 1914.

Loeb, J.: Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert? Arch. f. Entwicklungsgesch. Bd. 8 1899.

Lillie, Fr. R.: On the smallest parts of Stentor capable of regeneration. Journ. of Morph. Vol 12 1897.

Martini, E.: Beobachtungen an Arcella vulgaris. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 79 1905.

Morgan, T.: Regeneration of Proportionate Structures in Stentor. Biol. Bull. Vol. 2.

Nussbaum, M.: Über spontane und künstliche Teilung von Infusorien. Verh. d. nat.-hist. Ver. d. preuß. Rheinlande Bd. 41 1884.

—: Über die Teilbarkeit der lebenden Materie. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 26.

Parker, A.: Reproduction in Amphileptus fasciola. Proc. Acad. nat. sc. Philad. 1883.

Penard, E.: Observations sur les amibes a pellicule. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 1908.

—: Essais de mérotomie sur quelques Difflugies. Rev. Suisse Zool. T. 8.

—: Faune rhizopodique du bassin du Léman. Genève 1902.

Perty, M.: Zur Kenntnis der kleinsten Lebensformen. Bern 1852.

Popoff, M.: Experimentelle Zellstudien. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1 1908.

Prowazek, S.: Protozoenstudien. Arb. d. Zool. Inst. Wien Bd. 11.

—: Beiträge zur Protoplasmaphysiologie. Biol. Centralbl. Bd. 21 1901.

—: Beitrag zur Kenntnis der Regeneration und Biologie der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 3 1904.

—: Einführung in die Physiologie der Einzelligen (Protozoen). Leipzig-Berlin 1910.

—: Studien zur Biologie der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 20 1910.

—: Studien zur Biologie der Protozoen. Ibid. Bd. 31 1913.

Przibram, H.: Experimental-Zoologie. Regeneration 1909.

Sokoloff, Boris: Régénération des Protozoaires. Isv. Lab. Biol. Lesg. Petr. T. 13 1912.

—: Contribution au problème de la régénération. C. R. Soc. Biol. T. 75 1913.

—: Recherches exper. des proc. régénération. Isv. Lab. Biol. Lesg. Petr. 1914.

—: Problème de la régénération. Ibid. 1915.

—: Contribution au problème de la vitalité des organ. C. R. Soc. Biol. T. 85.

—: Régénération-problème fondam. de Biologie. Trav. Inst. Sc. Petr. T. 2 1921.

Stevens, N.: Further Studies on the Ciliate Infusoria Licnophora and Boveria. Dissertation Bryn-Maw. 1903.

—: Notes on Regeneration in Stentor coeruleus. Arch. f. Entwicklungsgesch. Bd. 16 1903.

Stolc, A.: Über das Verhalten des Neutralrots im lebendigen Protoplasma. Zeitschrift f. allg. Phys. 1902.

—: Über kernlose Individuen und kernlose Teile von Amoeba proteus. Arch. f. Entwicklungsgesch. d. Org. Bd. 29 1910.

Verworn, M.: Biologische Protistenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46 1888.

— Polare Erregung der Protisten durch galvanischen Strom. Pflüger's Arch. Bd. 46 1889.

— Biologische Protistenstudien. II. 1890.

—: Physiologische Bedeutung des Zellkernes. Pfüger's Arch. Bd. 51 1892.

—: Bewegung der lebenden Substanz. Jena 1892.

Verworn, M.: Allgemeine Physiologie. Jena 1895.
—: Die Lokalisation der Atmung in der Zelle. Denkschr. Med. Nat. Bd. 11.
Wallich: Endogenous as distinct from Exogenous Division in the Amoeba Rhizopods. in: Ann. Mag. N. H. Vol. 18.
Worcester, G.: Life History of Stentor coeruleus. Proc. Centr. Ohio Sc. Assoc. Vol. I 1884.
Wrzesniowski, A.: Über Infusorien aus der Umgebung von Warschau. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 20 1870.
Zuelzer, Marg.: Bau und Entwicklung von Wagnerella borealis Meresch. Arch. f. Protistenk. Bd. 16.

c) Literatur über die Wirkung des Hungers.

Allescher, Marie: Über den Einfluß der Gestalt des Kernes auf die Größenabnahme hungernder Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 27.
Brass: Organologische Studien. Organisation der tierischen Zelle. 1884.
Enriques, Paolo: Il dualismo nucleare negli Infusori e il suo significato morfologico e funzionale. Biologica Vol. 1 1907. II. Abt.: Die Nahrung und die Struktur des Macronucleus. Arch. f. Protistenk. Bd. 26.
Hertwig, R.: Mit welchem Recht unterscheidet geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung? Sitz. d. Ges. f. Morph. u. Phys. Bd. 15.
Jickeli, C.: Die Unvollkommenheit des Stoffwechsels als Veranlassung zur Vermehrung, Wachstum, Differenzierung, Rückbildung und Tod der Lebewesen im Kampf ums Dasein. Berlin 1902.
Kasanzeff, W.: Experimentelle Untersuchungen über Paramaecium caudatum. Diss. Zürich 1901.
Khainsky, A.: Physiologische Untersuchungen über Paramaecium caudatum. Biol. Centralbl. Bd. 30 und (russisch) Travaux Laborat. Zootom. Univ. Warschau Vol. 35 1906.
Lipska, Irène: Les effets de l'inanité chez les Infusoires. C. R. Soc. Physiol. H. W. Fasc. 17 1910 Genève.
Sokoloff, Boris: Contribution au problème de la vitalité des Organismes. C. R. Soc. Biol. T. 85 1921.
—: Régénération, comme une problème fondamentale de la biologie (russisch). Travaux de l'institut Scientif. Lesg. Petr. Vol. 2 1921.
—: Hunger and Regeneration. Ann. Soc. R. Micr. London 1923 p. 183—189.
Sosnowski, J.: Relations entre le noyau et la cellule chez protozoaires (russisch). Travaux de Laborat. Zootom. Univ. Warschau Vol. 20.
Sun, A.: Experimentelle Studien über Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 27 1912.
Wallengren, H.: Inanitionserscheinungen der Zelle. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 1 1902.

Tafelerklärung.

Tafel 8.

Fig. 1. Regeneration bei *Opalina ranarum*. Einige Stunden nach der Operation treten an den Schnittstellen Alterationen im Kernapparat auf. Färbung mit Hämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 2. Eine operierte und 12 Stunden nach der Operation fixierte *Opalina*. An der Schnittstelle treten die ersten Desintegrationszeichen auf. Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 3. Das Infusorium *Anoplophrya filum* nach Ablauf von 2 Stunden nach der Operation, die in der Abtragung eines Stückes der Pellicula bestand. Die regenerierten Wimpern sind ungleichmäßig und klein. Der Kern (Macronucleus) ist gelinde aufgetrieben. Boraxkarmin. Vergr. 800.

Fig. 4. Ein Teil des Körpers der Gregarine *Stenophora Juli*. Nach einer Verletzung an der Cuticula auftretende Veränderungen. Vergr. 900.

Fig. 5. Nach Ablauf von 2 mal 24 Stunden fixierte *Frontonia*-Bruchstücke. Ist infolge gestörter Kernplasmarelation regenerationsunfähig. Fixiert nach Meves, tingiert mit Eisenhämatoxylin. Vergr. 900.

Fig. 6. 64 Stunden nach Operationsbeginn fixiertes *Frontonia*-Bruchstück. Keinerlei Regenerationsanzeichen nachweisbar. Meves' Eisenhämatoxylin. Vergr. 900.

Fig. 7. Kleines ($^1/_{42}$) *Bursaria*-Bruchstück. 20 Stunden nach der Operation fixiert. Der Kern hat bereits Hufeisenform angenommen. Mikrophotogramm. Vergr. 1200.

Fig. 8. Kleines ($^1/_{50}$) *Bursaria*-Bruchstück. Nach Ablauf von 29 Stunden fixiert. Keinerlei Regenerationsanzeichen. Reichlich Kernsubstanz vorhanden. Mikrophotogramm. Vergr. 1000.

Fig. 9. *Bursaria*-Bruchstück ($^1/_{32}$), nach 17 Stunden fixiert. Beginn der Regeneration. Kernfragment relativ sehr klein. Mikrophotogramm. Vergr. 1300.

Fig. 10. *Bursaria*-Bruchstück ($^1/_{30}$). Weist keinerlei Regenerationsanzeichen auf; besaß rotierende Bewegung. Im Laufe der 56. Stunde fixiert. Meves' Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Tafel 9.

Fig. 11. *Bursaria*-Bruchstück ($^1/_{32}$). Regenerationsbeginn fand erst im Laufe des 3. Tages statt. Im Laufe der 78. Stunde fixiert. Eisenhämatoxylin. Vergr. 1100.

Fig. 12. *Bursaria*-Teilstück ($^1/_{25}$). Nach Ablauf von 3 Tagen nach der Operation fixiert. Beginnende Besintegration. Eisenhämatoxylin. Vergr. 800.

Fig. 13. Kleines *Bursaria*-Bruchstück mit unverheilter Operationswunde. Beginnende Desintegration. Mikrophotogramm. Vergr. 1000.

Fig. 14. Bruchstück einer *Bursaria*, die einer Wärmekultur entstammt. Kernlos, mit Chromatineinschlüssen. Im Laufe des 5. Tages fixiert. Vergr. 1600.

Fig. 15. Chromidialeinschlüsse in kernlosen Bruchstücken einer Wärmekultur-*Bursaria*. Meves' Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 16. Chromidialeinschlüsse in kernlosen Bruchstücken von *Bursaria* aus einer Kohlensäuredepressionskultur. Meves' Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 17. Dreitägige Hunger-*Bursaria*. Kerndepression. Meves' Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

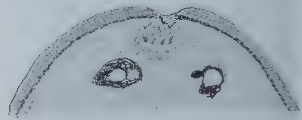
Fig. 18. 4 Tage hungernde *Bursaria*. Längsschnitt durch das Infusorium. Färbung wie oben. Vergr. 1000.

Fig. 19. 6 Tage hungernde *Bursaria*. Deformation. Vergr. 1000.

Fig. 20. 8 Tage hungernde *Bursaria*. Dem Sterben voraufgehendes Stadium. Vergr. 1000.



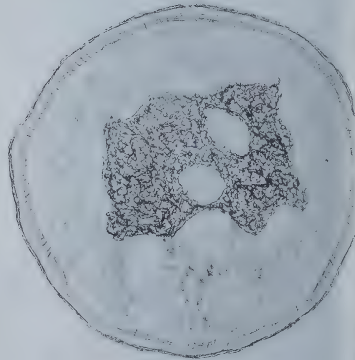
1



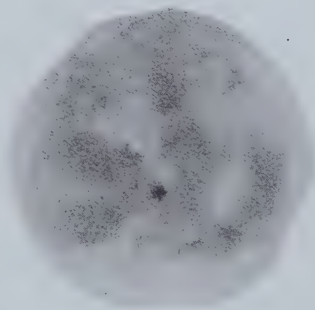
2



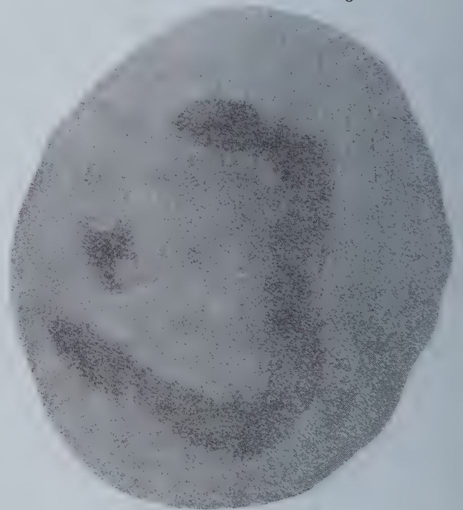
5



6



8



9

B. Sokoloff.

Verlag von



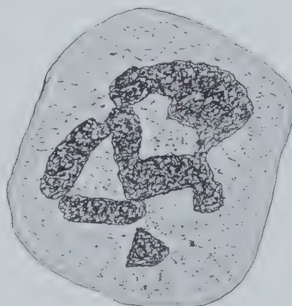
3



4



7



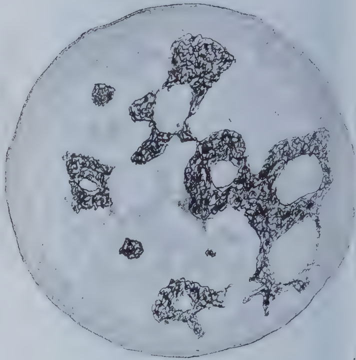
10

[illegible]cher in Jena

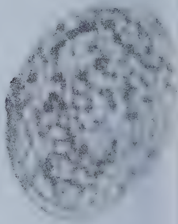
Druck von Sinsel & Co. G. m. b. H., Leipzig-Oetzsch.



11



12



14



16



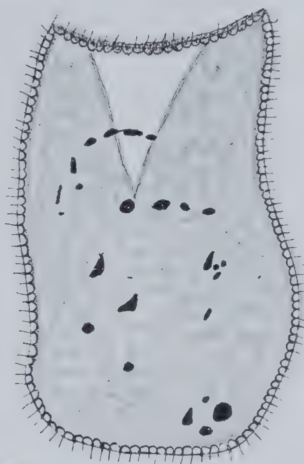
17

B. Sokoloff.

Verlag vo



13



15



19



18



20

v ischer in Jena. Druck von Sinsel & Co. G. m. b. H., Leipzig-Oetzsch.

Das Glykogen in *Pelomyxa palustris* Greeff mit Beiträgen zur Kenntnis des Tieres.

Von
Dr. Michael Leiner.

(Hierzu Tafel 10—12 und 5 Textfiguren.)

Inhaltsverzeichnis.

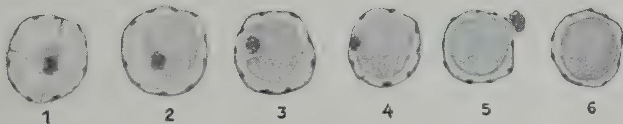
Geschichtliches über die Untersuchungen an *Pelomyxa palustris.*

Seit 1866 wird *Pelomyxa palustris* Greeff untersucht. Wenn auch viele Einzelbeobachtungen an dem Tiere gemacht worden sind, so ist doch über seine Entwicklung und Fortpflanzung, seine ver-

wandtschaftlichen Beziehungen und sein physiologisches Verhalten wenig Positives bekannt geworden. Auch folgende Arbeit bringt nur an einzelnen Stellen neue Tatsachen. Zu einem zusammenhängenden Bilde aller Lebenserscheinungen des Tieres kann es erst durch weitere Studien kommen.

E. GREEFF entdeckte im Jahre 1866 das Tier und gab ihm den Namen *Pelobius*, welchen er im Jahre 1874 durch *Pelomyxa* ersetzte. Er beschrieb es als eine große, von Glanzkörpern und Kernen erfüllte Amöbe, welche sich dadurch fortpflanze, daß in ihrem Innern sehr viele kleine, das Tier gleichzeitig verlassende Amöben entstünden. Die Glanzkörper beschrieb er als gewöhnlich runde, oft biskuit- und hantelförmige, stark lichtbrechende kerngroße Körper, die in einer Kapsel eingeschlossen seien und sich durch Zweiteilung vermehren könnten. Er hielt sie für Zoosporen der Amöbe und leitete sie von den Kernen ab. In deren Innern bilde sich eine Anzahl runder, nucleolenartiger Gebilde, die sich dadurch mehr und mehr vergrößerten, daß in ihrem Zentrum eine sich allmählich ausdehnende Blase entstünde. Schließlich werde die Kernmembran gesprengt und die runden Gebilde würden als fertige Glanzkörper frei. Im Plasma entdeckte GREEFF stäbchenartige Gebilde, deren Bakteriennatur er aber nicht erkannte. Der zweite Beschreiber des Tieres, KOROTNEFF (1879), sagt von den Glanzkörpern: „Il n'est pas douteux que les corps luisants . . . sont des spores qui donnent naissance aux jeunes amibes“. Im gleichen Jahre beschrieb auch LEYDY das Tier. 1883 berichtete A. GRUBER von amitotischer Kernteilung bei *Pelomyxa*, nannte das Tier aber *Amoeba proteus*. Weiterhin ist eine Abhandlung von GULLIVER aus dem Jahre 1888 zu nennen und im gleichen Jahre brachte M. MEISSNER als erster etwas über die Verdauung bei *Pelomyxa* und berichtete von Ernährungsversuchen. 1893 machten J. L. GOULD und A. G. BOURNE Mitteilungen und im folgenden Jahre berichtete O. ISRAEL über eigenartige Kontraktionserscheinungen bei *Pelomyxa palustris*. 1894 veröffentlichten M. HARTOGS und A. E. DIXON Untersuchungen über die verdauenden Fermente des Tieres und BLOCHMANN beschrieb drei Arten von *Pelomyxa*, die oft am gleichen Ort vorkommen könnten: *Pelomyxa palustris*, *P. Greeffi* und *P. villosa*, die letztere Art mit großen eigenartigen Kernen und hellem Aussehen, *Pelomyxa Greeffi* meist ohne Glanzkörper und mit vielen Stäbchen, die er für Bakterien hielt. Im Jahre 1900 veröffentlichte A. STOLC eine wichtige Arbeit: „Beobachtungen und Versuche über die Verdauung und Bildung von Kohlehydraten in einem amöbenartigen Organismus, *Pelomyxa palustris*.“ STOLC hat

durch chemische Analyse gefunden, daß der Inhalt der Glanzkörper Glykogen ist. Ferner nahm Stolc an, daß die Hülle der Glanzkörper aus einem anderen, schwerlöslichen Kohlehydrat bestehe. Auch beobachtete er, daß die Größe der Glanzkörper von der Ernährung abhängig sei und zunehme bei Fütterung mit Zellulose, Stärke, Zucker und Fett, nicht aber nach Eiweißfütterung, abnehme, wenn das Tier hungere. Er hielt es für wahrscheinlich, daß die Glanzkörper nicht aus den Kernen entstünden. Nach ihm könnten sich vielleicht im Plasma zuerst die schwerlöslichen Kohlehydratmembranen niederschlagen, in welche dann das Glykogen aufgespeichert werde. Im gleichen Jahre veröffentlichten auch H. N. Wilson und E. Pénard Mitteilungen über die Amöbe, letzterer weitere Arbeiten in den Jahren 1902 und 1911. Pénard sprach als erster von einem regelmäßigen Vorkommen stäbchenförmiger, symbiontischer Bakterien im Plasma der *Pelomyxa* und rechnete alle diejenigen Amöben zur Gattung *Pelomyxa*, welche Bakterien besitzen: Die Pelomyxen seien „Amibes à mouvements lents toujours pourvues de bacteries symbiotiques“. Auch er fand wie Blochmann mit *Pelomyxa palustris* regelmäßig eine andere Art mit vielen Bakterien und wenigen kleinen Glanzkörpern zusammen und nannte sie *P. Belevskii*. Er wollte auch amöbenartige Embryonen bemerkt haben, welche im Muttertiere umherkrochen, um es dann plötzlich haufenweise zu verlassen. (Im Jahre 1904 veröffentlichte M. Zuelzer eine Arbeit über *Difflugia urceolata*, in der sie beschrieb, wie in den Maschen eines Chromidialnetzes Kugeln aus einer glykogenartigen Substanz entstehen.) 1905 erwähnte Goldschmidt in einem Aufsatz: „Die Chromidien der Protozoen“ auch *Pelomyxa*. Nach ihm sollen aus den Pelomyxenkernen Chromatinbröckchen in das Plasma übertreten können. Dadurch soll allmählich alles Chromatin aus den Kernen verschwinden, während sich gleichzeitig das Plastin des Caryosoms ausdehnen soll, bis es die ganze Kernmembran ausfülle. Solche zurückgebildeten Kerne sollen nun die Glanzkörper, deren Inhalt also Plastin sei, darstellen (Textfig. A).



Textfig. A. Frei nach Goldschmidt.

1905 erschien auch eine englische Arbeit von J. L. Veley. Im Jahre 1907 veröffentlichte Bott eine Abhandlung über die Fort-

pflanzung von *Pelomyxa palustris.* Er glaubte folgendes sicher beobachtet zu haben: Der Kern der *Pelomyxa* löst sich in einzelne Chromatinbrocken auf, jeder Brocken wächst zu einem normalen Kern heran, der den größten Teil seines Chromatinbestandteiles an das Plasma abgibt und eine Spindel mit 2 Centriolen und 8 Chromosomen innerhalb der Kernmembran bildet, wodurch zwei Tochterkerne mit je 4 Chromosomen hervorgehen. Jeder Tochterkern teilt sich noch einmal und so entstehen Pronuclei, aus denen die eigentlichen Gametenkerne dadurch entstehen, daß in eine helle Blase, die neben jedem Pronucleus auftaucht, das Chromatin der Vorkerne einwandert. Nun bildet sich um jeden dieser Kerne eine Cystenhülle, die sechseckig gefeldert ist, und später schlüpft daraus ein heliozoenartiger Gamet. Je zwei Gameten copulieren miteinander und bilden eine Zygotencyste, aus der die junge *Pelomyxa* schlüpft. 1910 beobachtete STOLC eine Encystierung bei *Pelomyxa.* Das Tier stoße zuerst alle Nahrungspartikel aus, teile sich dann in mehrere ungleichgroße Stücke und aus jedem Teilstück werde eine Cyste mit zweifacher Hülle. Im Jahre 1913 entdeckte H. SCHMIDT im Plasma der *Pelomyxa* kleine, sich chromatisch färbende Kugeln mit einem lichteren Zentrum; er hielt diese Gebilde für Parasiten. SCHIRCH bezeichnete im Jahre 1914 jene Gebilde, die BOTT für Cysten hielt, ebenfalls als Parasiten. SCHIRCH fand auch Glanzkörper mit einem besonderen Zentrum; er glaubte, daß die Glykogenkörper nicht direkt aus dem Kerne entstünden, doch hielt er es für wahrscheinlich, daß bei der Glykogenbildung das Chromatin eine Rolle spiele. Auch berichtete er über simultane, mitotische Kernteilungen, die er zweimal beobachtet habe. BUCHNER (1921) beschäftigt sich in seinem Buche „Tier und Pflanze“ mit den Bakterien im Plasma der *Pelomyxa* und schreibt darüber: „PÉNARD ist entschieden dafür eingetreten, daß hier eine Symbiose vorliegt; die außerordentliche Regelmäßigkeit der Verquickung und die Tatsache, daß die Amöben nicht im geringsten geschädigt werden, sprechen entschieden dafür; in welcher Richtung aber ein Vorteil für dieselben zu suchen ist, dafür besitzen wir bis jetzt keinerlei Anhaltspunkte.“ GOULD (1893) erwähnte, daß Reinkulturen der Bakterien zu züchten von einem Mitarbeiter vergebens versucht worden sei.

So ist also im Laufe eines halben Jahrhunderts die „Riesenamöbe“ *Pelomyxa* von verschiedenen Seiten aus untersucht worden und ein buntes Bild einzelner Beobachtungen wurde bekannt. Meistens konzentrierte sich das Interesse auf die Fortpflanzung, die Bakterien im Plasma und die sog. Glanzkörper. Das wichtigste

Untersuchungsresultat ist der Nachweis, daß der Inhalt der Glanzkörper Glykogen ist.

Das Glykogen in der *Pelomyxa* steht auch im Mittelpunkte dieser Arbeit; doch da alle Lebenserscheinungen des Tieres eng miteinander verknüpft sind, wollen sie auch miteinander behandelt werden. Und so soll auch das, was an Biologischem, über Fortpflanzung und die Bakterien beobachtet und erforscht werden konnte, mit besprochen werden.

Biologisches.

Pelomyxa palustris hat ihren Namen mit Recht. Sie kommt nur in schlammigem, etwas fauligem Wasser mit vielen Pflanzenresten vor, in Weihern, in deren unmittelbarer Nähe Bäume oder Sträucher stehen, so daß beständig Blätter und allerlei Holzteile in das Wasser gelangen können; das Tier frißt merkwürdigerweise Cellulose und kann sie auch verdauen. In seinem Plasmaleib findet man meist eine Menge von allerlei Schlammpartikeln, Steinchen, Blätterteilen, Holzfasern, Diatomeen und Desmidiaceen, dann auch Algen und hier und da allerlei Bakterien. Gewöhnlich findet man es in großen Mengen an bestimmten Stellen des Tümpels beisammen.

Es hat amöbenartiges Aussehen und wird auch zu den Amöben gerechnet, ob mit Recht, wird die Zukunft lehren. Seine Größe ist sehr wechselnd, kugelig abgerundet kann es einen Durchmesser bis zu 2 mm bekommen, kriechend ist es aber meist viel größer. Die Angabe von M. Lühe in „Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere“ von Lang, daß *Pelomyxa palustris* einen Durchmesser von 3—15 mm habe, ist nach meinem Untersuchungsmaterial entschieden zu hoch gegriffen (*Pelomyxa* müßte dann so groß werden wie das Ei eines kleinen Vogels!). Meist sendet sie Lobopodien in mäßiger Anzahl und selten nach allen Richtungen aus. Kriechend wird sie langgestreckt wie eine *Limax*-Amöbe. Mitunter sendet das Tier auch ectoplasmatische, mehr oder weniger dünne Filopodien aus. An etwas abgeschnürten Plasmaportionen erscheinen mitunter feine, ectoplasmatische, haarartige Fortsätze, die persistieren (Fig. 15 b). Schon nach dem äußeren Aussehen kann man die Tiere, wenn man sie mit der Pipette aus dem Schlamm nimmt, in etwa drei Gruppen einteilen:

1. Die meisten Tiere sind weißlich-grau, öfters grünlich, gelblich oder dunkelgrau und zeigen lebhafte Pseudopodienbewegung In ihrem Innern sieht man schon bei schwacher Vergrößerung neben vielen Kernen meist runde, glänzende Kugeln, die Glanzkörper.

2. Ein großer Prozentsatz der Tiere ist gewöhnlich schmutziggelb oder durch aufgenommene Partikel fast ganz schwarz gefärbt. Diese Tiere erreichen nicht die Größe derjenigen der ersten Gruppe; sie sind gewöhnlich abgerundet und zeigen nur schwache, undulierende, ectoplasmatische Pseudopodienbewegung. In ihrem Innern sieht man meist nur kleine Glanzkörper in geringer Zahl oder gar keine, bei stärkerer Vergrößerung viele Bakterien.

3. Hin und wieder sieht man auch fast milchig-weiße Tiere in mäßiger Größe, die auf dunklem Grunde bläulich erscheinen. Sie haben keine Partikel im Plasma, entweder sehr große Glanzkörper in großer Menge oder gar keine. In diesem Falle sind sie häufig kugelig abgerundet, sonst aber zeigen sie lebhafte Bewegungen.

Zwischen diesen drei Gruppen gibt es allerlei Übergänge und man ist oft unschlüssig, welcher Gruppe man ein gefangenes Tier zuweisen soll. Ja, man könnte fünf, sechs und mehr Gruppen bilden. In der Folge sollen diese Gruppen folgendermaßen bezeichnet werden:

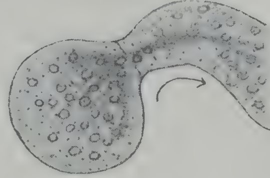
1. Graue Tiere,
2. gelbe Tiere,
3. weiße Tiere.

Es ist wahrscheinlich, daß auch schon BLOCHMANN diese drei Gruppen von Tieren, welche einzelne Zustände der einen Form *Pelomyxa palustris* sind, gesehen, sie aber unter den drei Namen *P. palustris*, *P. Greeffi*, *P. villosa* beschrieben hat. Die zweite Gruppe scheint PÉNARD unter dem Namen *P. Belevskii* zu beschreiben, wenigstens stimmt die Beschreibung auf diese Tiere.

In den Kulturen sind die Pelomyxen unschwer zu halten. In Uhrschälchen allerdings gehen sie bald ein und zerfallen in einzelne tote Brocken, aber in langen schmalen Gläsern, in Senkröhrchen oder Reagenzgläsern, die eine hohe Wassersäule fassen können, leben sie normal weiter, wenn das Wasser aus ihrem natürlichen Aufenthaltsort genommen und öfters gewechselt wird. Es ist durchaus nicht nötig, diese Gläser nach Verschluß in den Weiher zu bringen, aus dem die Tiere stammen. Die grauen Tiere zeigen in den Uhrschälchen bald allerlei Veränderungen, gewöhnlich bilden sie an einem Ende ein einziges rundliches, persistierendes Pseudopodium. Häufig schnürt sich eine fast kugelrunde Plasmaportion fast gänzlich ab, doch kommt es niemals zu einer völligen Abschnürung (Fig. 15a u. c), wenn auch der Verbindungsfaden nur auf das Ectoplasma beschränkt ist. Wird das fast abgeschnürte Stück wieder in die Hauptmasse zurückgezogen, so bildet sich eine rückläufige zentrale Plasmaströmung, die O. ISRAEL als eine Kon-

traktion auffaßte, die vielleicht zum Verständnis der Muskelkontraktion beitragen könne (Textfig. B). Oft zerschnürt sich das Tier in drei bis sechs Lappen, die nur noch durch dünne Fäden zusammenhängen (Fig. 15c). Aber auch bei tagelanger Beobachtung konnte eine Plasmotomie bei diesen Tieren nicht festgestellt werden.

Eine solche konnte aber bei den weißen Tieren häufig gesehen werden: Zwischen den beiden Teilstücken bildet sich ein immer längerwerdender Plasmastrang, der schließlich durchreißt. Es scheint auch eine Plasmotomie vorzukommen, bei der mehrere Teilstücke gleichzeitig entstehen. Wenigstens beobachtete ich einmal ein Tier, das in mindestens 6 Teilstücke, die in der Mitte durch dünne Plasmafäden rosettenartig zusammenhingen, zerschnürt war. Einmal zerteilten sich 8 weiße Tiere über Nacht in 18 und es entstanden 7 große und 11 ganz kleine, die gerade noch mit bloßem Auge gesehen werden konnten und sich in lebhafter Bewegung befanden. Vielleicht hatte sich nur ein Tier unter den 8 in 11 kleine zerteilt. Ein anderes Mal entstanden über Nacht aus 8 weißen Tieren 22, darunter 18 winzig kleine. Eine Weiterzucht dieser kleinen Tiere gelang nicht, doch erhielt ich nicht oft genug solche, um die Kulturen öfters wiederholen zu können. Vielleicht waren jene Tiere, von welchen Stolc beobachtete, daß sie sich vor der Encystierung teilten, derartige weiße. Andere frühere Autoren berichten von Plasmotomie von (nach der Beschreibung) grauen Tieren; gesehen wurde sie aber nie, sondern nur durch Zählkulturen festgestellt.


Textfig. B.

In den Reagenzgläsern kriechen die Pelomyxen häufig an dem Glas fast bis zur Wasseroberfläche in die Höhe, besonders häufig ist es bei Hungerkulturen der Fall. Vielleicht suchen die Tiere irgendein Optimum in der Wasserzusammensetzung. Die Kriechrichtung ist oft bei allen Tieren die gleiche, was durch Markierungen festgestellt wurde. In ganz fauligem Wasser halten sich die Tiere nicht, wie sie überhaupt gegen Wasserveränderungen recht empfindlich sind. Die gelben Tiere encystieren sich in Uhrschälchen oder fauligem Wasser sehr leicht. Die grauen Tiere encystieren sich unter der Einwirkung von Wärme.

Die Tiere, welche zu dieser Arbeit verwendet wurden, stammten aus dem Weiher im Garten des Zoologischen Instituts in München und aus einem Tümpel in der Nähe des Vogelwooges bei Kaiserslautern. Das Wasser dieses Tümpels roch ziemlich nach H_2S; die

Tiere darin waren stets viel kleiner als die in München, unterschieden sich aber im Aussehen der Kerne und der Glanzkörper von denen in München nicht. In München wurden die Tiere in allen Jahreszeiten in etwa gleichen Mengen gefunden, auch im Winter; der Weiher dort ist im Winter zugedeckt. Durch Einwirkung von Kälte konnten Cysten nicht erhalten werden.

Untersuchungsmethoden.

Gewöhnlich wurden die Tiere zuerst lebend in Uhrschälchen bei schwacher Vergrößerung unter dem Mikroskop untersucht. Mir kam es dabei darauf an, irgendwelche Zustände der Zelle schon am äußeren Habitus erkennen zu lernen. Auf diese Weise konnte ich mich im allgemeinen über den Glykogengehalt, die Menge der Bakterien und die Kerne orientieren. Unter dem Mikroskop war auch eine bessere Sortierung als mit dem bloßen Auge möglich. Mitunter wurde auch das eine und andere Tier durch ein Deckglas, das mit Wachsfüßchen gestützt war, auf dem Objektträger breitgedrückt und so entstand Textfigur E. Die Glanzkörper wurden ungefärbt einfach so untersucht, daß ein lebendiges Tier auf dem Objektträger mit dem Deckglas etwas zerrieben wurde.

Bakterienstrichpräparate erhielt ich auf ähnliche Weise: eine *Pelomyxa* wurde zwischen zwei Objektträger gebracht, die erst fest aufeinandergepreßt und dann voneinander abgezogen wurden. Dann erfolgte die übliche Fixierung und Färbung.

Meistens wurden die Tiere zu Schnittpräparaten verarbeitet. Fixiert wurde mit Chromessigsäure, Sublimat, Sublimatalkohol, Sublimateisessig, Pikrinessigsäure, FLEMMING'schem Gemisch und ZENKER'scher Flüssigkeit. Gut fixiertes Material erhielt ich immer mit ziemlich heißem Sublimatalkohol, der den Vorteil bot, daß keine Lösung des Glykogens eintreten konnte. Kalter Sublimatalkohol fixierte meist schlecht. Die Tiere zerfielen in ihrem Innern unter der langsamen Einwirkung der kalten Flüssigkeit leicht in einzelne Plasmaportionen, welche bald Kerne in wechselnder Zahl, bald Glanzkörper und bald Bakterien oder alle drei Dinge zusammen enthielten, häufig aber auch ohne diese waren. Kerne, Glanzkörper und Bakterien fanden sich in diesem Fall auch stets außerhalb des Plasmas. Derartig schlecht fixiertes Material veranlaßte SCHIRCH zu glauben, es handle sich hier um „Embryonenbildung". Eine solche Vermutung kann einem Ungeübten um so eher kommen, als gewöhnlich eine Rindenschicht der Zelle zusammenhängend bleibt.

Auch schlecht fixierte Cysten zerfallen in ihrem Innern derartig, aber es gibt bei diesen auch eine Zerklüftung des Plasmas, die als normal angesehen werden muß und bei der die Kerne stets im Plasma, nie außerhalb gefunden werden, Glanzkörper und Bakterien aber in die Zwischenräume ausgeschieden sind (Fig. 13, 14). In diesem Zusammenhange sei erwähnt, daß das Tier überhaupt leicht in einzelne Portionen zerfällt, die aber nie weiterleben. Oft beginnt das Tier sich an seiner Peripherie in einzelne Stücke aufzulösen, so daß ein Ungeübter zur Ansicht kommen kann, es handle sich um ein Ausschwärmen kleiner Amöben. Zum Schneiden wurden die Tiere meist in Paraffin eingebettet. Beim Aufkleben wurde gewöhnlich destilliertes Wasser vermieden, damit sich das Glykogen nicht auflöste. In der Regel wurden die Schnitte mit 70 proz. Alkohol aufgeklebt und nach Auflösung des Paraffins mit Reagentien behandelt, die über die Hälfte mit absolutem Alkohol versetzt worden waren. Kontrollschnitte, die mit wässerigen Reagentien behandelt wurden, zeigten aber das Glykogen auch gut erhalten; vielleicht löst es sich wegen der Glanzkörpermembran und vorheriger Behandlung mit Reagentien schwerer in Wasser auf. In ganz wichtigen Fällen wurde zum Einbetten statt Paraffin Celloidin benützt, wodurch nach Angabe Bests jedes Lösen des Glykogens ausgeschlossen wird.

Das Schneiden der *Pelomyxa* ist nicht immer ein leichtes Geschäft. Die meisten grauen und gelben Tiere, bisweilen auch Cysten und ein Teil der weißen Tiere enthalten Steinchen, die beim Schneiden an dem Messer hängen bleiben und die Schnitte zerreißen. Auch leidet dadurch das Messer und muß während des Schneidens manchmal verschoben werden. Es mußte ferner darauf gesehen werden, daß nicht etwa außen an dem Tiere Sandkörnchen hängen blieben. Nach dem Gesagten geben die Tiere, die längere Zeit gehungert haben, ganz unverletzte Schnitte. Die Kerne wurden meist mit Eisenhämatoxylin oder Hämatoxylin nach Delafield gefärbt. Einige Male wurden auch Safranin und Lichtgrün gebraucht, welche Kombination sehr schöne Kernbilder ergab, aber weniger vorteilhaft war, wenn das Glykogen ebenfalls gefärbt werden sollte. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain färbt die chromatischen Bestandteile des Kernes und des Plasmas tief schwarz; das Plastin wird grau und die Kernnetzstruktur meist noch etwas heller, wenn die Farbe entsprechend stark mit Eisenalaun ausgezogen wird. Auch die Glanzkörpermembran färbt sich gewöhnlich durch diese Farbe schwarz, mitunter bleibt sie indes mehr oder weniger hell. Etwa das gleiche Verhalten zeigen die Bakterien. Bei stärkerem Aus-

ziehen verlieren sie die Farbe sehr leicht und sind dann schwerer auf den Schnitten zu sehen. In diesem Falle wurden sie auch nicht in die Zeichnungen mit aufgenommen. Die Glanzkörper werden durch Eisenhämatoxylin gewöhnlich hellgrau gefärbt. Daß sie sich unter Umständen auch tief schwarz tingieren können, soll weiter unten näher ausgeführt werden. Das Hämatoxylin nach Delafield färbt das Chromatin blau oder etwas schwärzlich. Es wurde stets stark verdünnt benützt, so daß ein Differenzieren nicht nötig war. Das Plastin und die Kernnetzstruktur bringt es nicht so schön zur Geltung. Für letztere erwies sich Safranin mit Lichtgrün sehr vorteilhaft. Da es mir stets mehr auf das Glykogen als auf die peinliche Erforschung der Kernstrukturen ankam, wurden andere kombinierende Färbungsmethoden nicht angewendet. Wollte ich das Glykogen mit Best'schem Karmin rot färben, so konnte für die Kerne keine bessere Konstrastfarbe gefunden werden als das schwarze Eisenhämatoxylin. Es ließ sich bequem beliebig mit Alkohol versetzen, ebenso der in der Vorbehandlung und zum Differenzieren nötige Eisenalaun. Das Glykogen wird durch Best'sches Karmin intensiv gefärbt (Küster's wissenschaftliche Mikroskopie Bd. 23), und zwar nach den Angaben des Entdeckers elektiv leuchtend rot, während die Kerne nur schwach gefärbt werden. Es ist eine bestimmte Mischung von reinem Karmin, KCl, K_2CO_3, NH_3 und Wasser. Mitunter wurden Kerne, die durch das launische Eisenhämatoxylin nicht tingiert worden waren, ziemlich intensiv rot gefärbt, so daß man auf die Vermutung kommen konnte, diese Kerne seien glykogenhaltig. Wiederholte Eisenhämatoxylinfärbung färbte aber auch diese Kerne schwarz. Gewisse Kernbestandteile blieben jedoch manchmal auch nach wiederholter Eisenhämatoxylinfärbung rot oder rötlich (Fig. 16). Auch das Plasma färbte sich öfters mehr oder weniger intensiv rot (Fig. 1, 3, 5, 6). Es sei noch erwähnt, daß sich auch allerlei Einschlüsse des Plasmas mit Eisenhämatoxylin oder Best'schem Karmin färben. Etliche Male wurde das Glykogen auch mit Jod gefärbt; die tiefbraune Tinktion ist ein gutes Charakteristikum für Glykogen. Um die Natur der Bakterien zu erforschen, wurden auch einige bakterielle Untersuchungen angestellt. Erfolglos erwies sich dabei das sog. Tuscheverfahren. Ich zerrieb dabei Pelomyxen in einer Tuschelösung und machte dann kleine Tuschepunkte auf Nährböden in Petrischalen, welche Punkte ich mit Deckglassplittern bedeckte. Die Bakterien hoben sich bei mikroskopischer Betrachtung als helle Stäbchen von dunklem Grunde ab und man konnte die Tuscheverdünnung so wählen, daß in viele Punkte nur ein oder einige

Stäbchen gelangten, deren Beobachtung dann leicht sein mußte. Mehr Erfolg hatte ich bei gewöhnlichen Ausstrichpräparaten in Petrischalen. Die Kulturen der lebenden Tiere machten nur am Anfang Schwierigkeiten. Ich versuchte es mit allerlei Gläsern, die gewöhnlich in ein großes Aquarium oder in den Weiher des Zoologischen Instituts versenkt wurden, nachdem sie mit porösem Stoff zugebunden waren. Schließlich fand ich, daß sich die Tiere am besten in Reagenzgläsern hielten, welche offen in ein niedriges Aquarium gestellt wurden. Um Cysten zu erhalten, benützte ich in der Hauptsache Temperaturunterschiede. Die Tiere wurden aus der Kälte in die Wärme und umgekehrt gebracht, manchmal unter Benützung von Wärme- und Eisschrank.

Die meisten Zeichnungen der beigegebenen Tafeln stammen von Schnittpräparaten und bringen gewöhnlich einen kleinen Ausschnitt eines ganzen Schnittes. Die Zeichnungen der Fig. 15a—e stammen von lebendigen Tieren.

Allgemeiner Habitus eines Schnittes durch ein graues Tier.

Das Plasma zeigt gewöhnlich schaumig-alveoläres Aussehen und läßt Vakuolen in allen Größen erkennen; selten ist es merkwürdig strangförmig oder es hat ein kompaktes Aussehen. In ihm liegen gewöhnlich sehr viele Glanzkörper in allen Größen, häufig etwa in Kerngröße. Meistens haften an ihnen stäbchenartige Bakterien, welche aber auch frei im Plasma angetroffen werden oder an den Kernen hängen. Sehr zahlreich sind auch die Kerne, in einem kleineren Tiere schätzungsweise 2—3000. In ganz großen Tieren mögen es wohl bis zu 10000 sein. Die Zahl der Glanzkörper scheint durchschnittlich noch eine größere zu sein. Im Plasma liegen gewöhnlich viele Partikel.

Morphologie der Glanzkörper und das Glykogenvorkommen in *Pelomyxa palustris*.

Der erste Untersucher GREEFF schildert die Glanzkörper folgendermaßen: „Die meisten Glanzkörper sind kugelig, viele aber auch oval, birnförmig, seltener unregelmäßig gestaltet, gebuchtet, gelappt, gefurcht. Oft sieht man auf ihrer Oberfläche rundliche Löcher . . . Man findet fast alle Größen häufig in einer Pelomyxa . . . Die Glanzkörper bestehen aus einer Kapsel und einem gewöhnlich durchaus hyalinen und homogenen Inhalte. Sie vermehren sich im Innern durch Teilung“. Oft verwechseln die Untersucher des Tieres

gewisse Glanzkörper mit Kernen bzw. Kernfragmenten oder halten sie für Gebilde der Fortpflanzung.

Stolc hat sie einer genauen chemischen Analyse unterworfen und auf Grund dessen behauptet, daß ihr Inhalt Glykogen sei. Daß dies aber nicht immer zutrifft, soll in folgendem gezeigt werden. Die Membran hält Stolc für ein schwerer lösliches Kohlehydrat. Über die Wasserlöslichkeit des Glykogens der Körper sagt er folgendes: „Die Auflösung des Inhaltes (durch Aqua destillata) geht keineswegs bei allen Glanzkörpern gleich rasch vor sich . . . Zuweilen sind bei einem und demselben Individuum die Glanzkörper ungleich löslich, indem z. B. ein Teil derselben schon in zwei Stunden, ein anderer größerer in zwölf Stunden und der Rest in 24 Stunden den Inhalt verliert. Es kommen schließlich Glanzkörper vor, deren Inhalt sehr langsam aufgelöst wird.“ Stolc beschreibt, wie dann schließlich meist nur noch die gefaltete Membran ohne jeden Inhalt zu sehen sei. Eine Auflösung des Glykogens der Glanzkörper bis zu diesem Grade habe ich nicht beobachtet. Ich fand immer, daß sich das Glykogen in den Glanzkörpern sehr schwer in Wasser auflöste.

Schirch sah gelegentlich Glanzkörper, die ein besonderes Zentrum aufwiesen.

Die durch Zerdrücken eines Tieres freigewordenen Glanzkörper bieten sich, ungefärbt in Wasser untersncht, als hellglänzende, meist mit dicker Membran versehene Körper dar. Der Inhalt ist oft hyalin, oft aber auch fein gekörnt und das Zentrum manchmal etwas dunkler oder heller mit deutlicher Grenze gegen eine Rindenschicht, so daß ein Ungeübter auf die Vermutung kommen kann, das Gebilde sei eine von einer Hülle umgebene Cyste mit schwach durchschimmerndem Kerne. Offenbar wurde Bott auf diese Weise getäuscht; denn seine Abbildungen über Zygotencysten geben genau das Bild eines Glanzkörpers wieder. Die Täuschung wird dadurch noch größer, daß bei Quellung in Wasser die Membran reißen kann. Dann schaut der Inhalt etwas heraus, was so aussieht, als krieche eine Amöbe aus einer Cystenhülle (Fig. 18c u. d). Manchmal ist die Ähnlichkeit wirklich auffallend. Die Membran liegt meist glatt an, kann aber auch gefaltet sein, ähnlich wie es Bott für seine Cysten zeichnet. Das Zentrum ist selten wie von einem Loche durchbohrt, was auch Greeff angibt. Häufig liegen 2 oder 3 fast kugelige Körper dicht aneinander oder 1 Glanzkörper besteht aus 2 Teilen, die von gemeinsamer Membran umhüllt sind (Textfig. C). Ob es sich dabei um eine Teilung handelt, ist schwer zu sagen.

Stolc hat die Glanzkörper so gründlich mit einzelnen Reagentien

untersucht, daß ich dem nichts mehr hinzuzufügen brauche. Einige der angestellten Reaktionen wurden nachgemacht. Gründlicher wurden die Glanzkörper auf Schnitten untersucht. Ihre Größe schwankt ganz außerordentlich; man findet ganz kleine Körperchen von ungefähr 2 μ im Durchmesser und große, die in der längsten Ausdehnung bis 50 μ groß werden. Wie Eisenhämatoxylin und Best'sches Karmin die Körper färben, zeigen die Figuren 37 u. 38.



Textfig. C.

Beide Zeichnungen stellen kleine Ausschnitte von Schnittpräparaten dar: in Fig. 38 ist der Glanzkörperinhalt durch Eisenhämatoxylin grau gefärbt und läßt kleine Körnelungen sehen, die Membranen sind nicht ganz glatt; in Fig. 37 ist der Inhalt durch Karmin gleichmäßig rot tingiert und die Membran steht oft etwas ab. Diese Zeichnung läßt auch einen Kern erkennen, von dem sich gewisse Teile rot gefärbt haben. Auf beiden Schnitten sind die Glanzkörper viel größer als die Kerne, obwohl das Tier, von dem der Schnitt Fig. 38 stammt, acht Tage ohne jede Nahrung gehalten worden war. Ähnlich grau wie Eisenhämatoxylin tingiert die Glanzkörper auch Delafield'sches Hämatoxylin. Die Membranen werden fast immer durch Eisenhämatoxylin gefärbt, ganz selten durch Karmin. Mitunter stehen die Membranen vom Inhalte weit ab (Fig. 12) und dies auch auf Schnitten, die so behandelt wurden, daß keine Möglichkeit irgend welcher Glykogenauflösung bestand. Häufig ist der Inhalt fein gekörnt, wie es die Figuren 2 u. 5a zeigen; in diesem Falle ist gewöhnlich auch das ganze Plasma von Glykogentröpfchen erfüllt. Mitunter zeigt der Inhalt Netzstrukturen und Waben. Bisweilen sieht man Körper, die im Zentrum eine freie runde Stelle haben, als sei da irgend etwas ausgefallen. Überhaupt färbt sich häufig das Zentrum etwas anders als die Rindenzone; es kann sich schwächer rot färben als diese oder es färbt sich intensiver rot. Die Rindenzone färbt sich häufig mit Eisenhämatoxylin schwarz, während das Zentrum sich mit Karmin rot tingiert. Vielleicht können kleine Glanzkörper von außen periodischen Zuwachs an Glykogan bekommen, ein Zuwachs, der sich schalenförmig niederschlägt. Beim Verbrauch des Glykogens wird offenbar das der Rindenzone zuerst benützt.

Die Glanzkörpermembran kann mitunter kaum als gesondert

vom umgebenden Plasma unterschieden werden und man gewinnt dann den Eindruck, als liege das Glykogen in einer großen Vakuole des Plasmas. Die Fältelung der Membran wird manchmal sehr regelmäßig, so daß etwa gleichgroße Dellen sich gegenseitig sechseckig abplatten und bei verschiedener Einstellung mit der Mikrometerschraube sieht man Bilder, wie sie die Fig. 10 u. 11 wiedergeben.[1])

Bei Einstellung auf die Mitte sieht man kleine Knoten in der Glanzkörpermembran, welche den Beobachter irreführen können, als handle es sich um kleine, außen klebende Chromatinbröckchen. Liegen dann noch quergeschnittene Bakterien dicht an den Glanzkörpern, so kann man wie Goldschmidt auf die Vermutung kommen, es seien von einem Kern Chromatinbrocken nach außen abgegeben worden, das allein zurückgebliebene Plastin habe sich ausgedehnt und bilde nun den Glanzkörper, die Membran aber sei eine Kernmembran. — Die Fältelung der Membran kann auch recht unregelmäßig sein.

Nun soll eine Veränderung an den Glanzkörpern besprochen werden, die beweist, daß man eigentlich besser „Glanzkörper" sagt, als den Namen „Glykogenkörper" zu gebrauchen.

Läßt man die Pelomyxen hungern, so färben sich die Glanzkörper mit Best'schem Karmin gewöhnlich bald nicht mehr intensiv rot, sondern mehr oder weniger blaßrot (Fig. 10, 8); bei noch längerem Hungern überwiegt die schwarze Tinktion mit Eisenhämatoxylin (Fig. 16, 17), bis die Körper schließlich ganz schwarz gefärbt werden (Fig. 9)[2]). Daneben geht gewöhnlich ihre Größe stark zurück.

Es ist offenbar, daß die Glanzkörper in diesem Falle kein Glykogen mehr enthalten. Interessant wäre, auf chemischem Wege festzustellen, welchen Inhalt die Glanzkörper nunmehr haben. Zwei Möglichkeiten sind denkbar:

1. Das Glykogen hat sich in einen anderen Stoff verwandelt (etwa in ein Zwischenprodukt beim Verbrauch).

2. Das Glykogen ist von der Zelle aufgebraucht worden und nun kommt die Grundsubstanz der Glanzkörper zum Vorschein,

---

[1]) Derartige sechseckige Felderung gibt Bott für die Hüllen seiner Cysten an, die er im Plasmaleib von *Pelomyxa* gefunden haben will. Vielleicht liegt hier eine Verwechslung mit Glanzkörpern vor, deren Membranen derart gefeldert waren.

[2]) Daß man derartige schwarze Glanzkörper, besonders wenn sie ganz klein sind, bei zufälligem Antreffen für Chromidien halten kann, ist nicht zu verwundern, denn sie färben sich mit Eisenhämatoxylin wie das Chromatin des Kernes.

eine Substanz, welche das Glykogen an sich bindet. In diesem Falle würde ein Glanzkörper aus 3 Teilen bestehen, 1. einer Membran, 2. einer Grundsubstanz und 3. aus Glykogen. Diese Annahme begegnet allerdings großen Schwierigkeiten, von denen auch noch weiter unten gesprochen werden soll.

Man findet nämlich oft Glanzkörper, bei denen schwache Rotfärbung auf wenig Glykogen hindeutet, ohne daß man eine Spur einer Grundsubstanz wahrnehmen könnte. Manchmal zeigen auch Glanzkörper Stellen, die frei von Glykogen sind, jedoch ohne daß eine Grundsubstanz zutage tritt. An Glanzkörpern, deren Glykogen zum großen Teil durch Wasser aufgelöst wurde, kann eine sich schwarz färbende Grundsubstanz nicht festgestellt werden. Andererseits färbt sich oft eine Substanz der Glanzkörper homogen schwach rot, während zahllose Körnchen in ihr intensiv rot gefärbt werden (Fig. 2, 5a), ein Verhalten, das auf eine Grundsubstanz hindeuten könnte. Verschiedentlich wurden Tiere aus dem Schlamme gefangen, deren Glanzkörper sich nicht rot mit Karmin, sondern grau mit Eisenhämatoxylin färbten.

Es besteht ein inniger Kontakt zwischen Plasma und Kernen einerseits und Glanzkörpern andererseits. Dieser wäre vielleicht am besten zu verstehen, wenn man annimmt, daß die Glanzkörper eine plasmatische Grundsubstanz haben.

Die Frage nach der Natur des sich mit Eisenhämatoxylin schwarz tingierenden Stoffes in den Glanzkörpern kann nur eine chemische Analyse beantworten.

Die sog. weißen Tiere sind Pelomyxen, bei denen die Zahl der Kerne mehr und mehr reduziert wird und die Kerne selbst ganz enorm wachsen. Mit diesen Erscheinungen gehen solche der Glanzkörper parallel. Diese, welche gewöhnlich etwa 5—12 μ groß sind und ihre oberste Grenze ungefähr bei 25 μ haben, wachsen zuerst zu riesigen Körpern, bis etwa 50 μ ihrer längsten Ausdehnung heran. Später, wenn sich die Kernzahl verkleinert und die Kerne größer werden, lösen die Glanzkörper ihre Membran auf und ihr Glykogen verschwindet nach und nach, bis nur noch Vakuolen an Stelle der Glanzkörper zu sehen sind; auch diese werden allmählich kleiner und schließen mitunter eine mit Eisenhämatoxylin sich grau färbende Masse ein. Diese Vorgänge erläutern die Fig. 1, 2, 3, 5, 6, 39, 30—32.

Die Fig. 39 zeigt einen Schnitt durch ein weißes Tier, dessen Kerne noch recht klein und zahlreich sind. Glanzkörper in allen Größen erfüllen das Plasma, rechts am Rande ist eine große Scholle

mitten im Plasma zu sehen. Die eigentlichen Glanzkörper haben eine scharfe Grenze gegen das Plasma, eine Membran ist aber nicht wahrnehmbar. Offenbar beginnen diese Glanzkörper sich aufzulösen. Das Plasma ist noch nicht rötlich gefärbt. Aber je mehr die Glanzkörper zurückgegangen sind, um so intensiver rot findet man gewöhnlich das Plasma gefärbt; dieses Rot hat indes oft einen anderen Ton als das der Glanzkörper, so daß man wohl nicht einfach sagen kann, das Glykogen der Glanzkörper werde in das Plasma verlagert. Mehr zurückgegangene Glanzkörper zeigt Fig. 1. In Fig. 5a ist die Rotfärbung der Glanzkörper eine minimale, die Kerne sind größer und ihre Zahl ist kleiner geworden. In Fig. 2 ist der Kern schon recht groß, die Glanzkörper zeigen aber erst Anfänge von Auflösung. In Fig. 40 färben sich die Glanzkörper nur noch ganz schwach rot. Fig. 5b zeigt keine Glanzkörper mehr, aber Glykogentropfen im Plasma; keine Spur mehr von Glanzkörpern (und Glykogen) sieht man in den Fig. 3, 4, 5d, e. In Fig. 6 sind in dem kompakten Plasma nur noch kleinere Vakuolen zu sehen, in Fig. 41 zeigen diese Vakuolen einen sich grau färbenden Inhalt. Im übrigen bieten die Schnitte eine bunte Mannigfaltigkeit und einheitlich ist nur der allmähliche Schwund der Glanzkörper und das damit im Zusammenhang stehende Größerwerden der Kerne. Die Fig. 29—32 zeigen die Vorgänge auf ganzen Schnitten bei schwacher Vergrößerung. In Fig. 29 sind die Kerne noch ganz klein, wesentlich größer sind die in Fig. 30, die Fig. 31 zeigt keine Glanzkörper mehr und die Fig. 32 nur noch 4 ganz große Kerne; das Plasma hat einen intensiv roten Ton angenommen. Vielleicht spielen sich hier chemische Prozesse ab, in die nur eine vervollkommnete Mikrochemie Einblick gewähren kann.

Aus den besprochenen Zeichnungen konnte schon entnommen werden, daß das Glykogen nicht bloß in den Glanzkörpern vorkommt. Besonders wenn die Glanzkörper fein gekörnt erscheinen, ist gewöhnlich das Plasma dicht von zahllosen Glykogentröpfchen erfüllt. Durch Ernährungskulturen kann man feststellen, daß immer dann, wenn die Glanzkörper zur Glykogenspeicherung nicht mehr ausreichen, das Glykogen in kleineren und größeren Körnchen, ja sogar in großen Schollen im Plasma aufgespeichert wird. Das zeigen z. B. die Fig. 26 und 28, Bilder von Schnitten, die von Tieren stammen, welche überreichlich mit Kartoffelstärke und Filtrierpapier gefüttert worden waren. Hie und da fängt man Tiere direkt aus dem Weiher, deren Plasma bis auf einen schmalen Außenrand aber auch ganz und gar glykogenhaltig ist.

Besonders gern sammelt sich das Glykogen im Plasma um die Kerne, was auch Schirch bemerkt hat. Oft umgibt die meisten Kerne ein dichter Glykogenring, der kleine Fortsätze zum Kern schicken kann. Hin und wieder findet man Kerne, die in ihrem Innern sich intensiv rot färbende Körnchen haben. Ein früherer Untersucher hat daraus den Schluß gezogen, daß auch im Kern Glykogen auftreten könne (ähnlich wie in Krankheitsfällen in den Leber- und Nierenzellen von Säugetieren). Mir scheinen die Befunde nicht ganz einwandfrei zu sein. Daß der Glykogengehalt auch bei Tieren, die in gleichen Lebensbedingungen leben, sehr verschieden sein kann, sei hier nur erwähnt. Ferner sei bemerkt, daß man in den Cysten die Glanzkörper meistens in die Zwischenräume zwischen den Plasmaportionen ausgeschieden findet (Fig. 13).

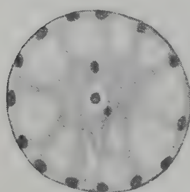
Morphologie der Kerne.

Die Literatur bringt nur Schilderungen von Kernen der grauen Tiere. Greeff beobachtete, daß im Kerninnern Kugeln auftreten konnten, die an Größe zunahmen. Seine Abbildungen stimmen im großen ganzen mit meinen Zeichnungen Fig. 36 III überein. Bott schildert einen Zerfall von Kernen und seine Abbildungen darüber gleichen meiner Zeichnung Fig. 25 e. Wenn er aber weiter beschreibt, wie diese unregelmäßigen, ungleichgroßen Brocken wieder zu normalen Kernen würden, so vermag ich ihm nicht zu folgen. Kernvorgänge, wie die Entstehung von 4 Tochterkernen innerhalb der alten Kernmembran durch Reduktionsteilung, Bildung von Gametenkernen durch Plastinblasen, in die Chromatin aus den reduzierten Kernen einwandere usw., halte ich für unmöglich und kann mir auch nicht denken, welche Vorgänge Bott wohl täuschen konnten. Schirch fand große Kerne in kleinen Tieren, kleine Kerne in großen Tieren und von beiden Arten beschreibt er simultane Mitosen. Seine schematischen Zeichnungen sind jedoch so unvollkommen, daß man nichts aus ihnen entnehmen kann. A. Gruber beschreibt dagegen amitotische Teilung.

Ich gehe zunächst auf die Kerne der grauen Tiere ein. Diese Tiere erreichen die größten Dimensionen, haben stets viele Glanzkörper und Tausende von Kernen. Dabei sind die Kerne durchwegs von gleicher Größe (8 μ) und allermeist von gleichem, typischem Aussehen. In einem lebenden Tiere, das durch ein Deckglas etwas breitgedrückt wurde, kann man sie von den homogenen Glanzkörpern leicht unterscheiden. An der Innenseite der Kernmembran

liegen nämlich immer hellglänzende Kügelchen und auch das Zentrum des Kernes ist stärker lichtbrechend. Mit Essigsäure treten diese Strukturen noch stärker hervor.

Schnitte, mit Eisenhämatoxylin, Delafield'schem Hämatoxylin oder Saffranin-Lichtgrün gefärbt, geben im wesentlichen das gleiche Bild. Man sieht eine Kernmembran, an welcher chromatische Kügelchen dicht anliegen. Im Zentrum bemerkt man gewöhnlich eine größere Ansammlung von Chromatinbröckchen und oft ganz in der Mitte einen größeren Chromatinbrocken, der von einem helleren Hofe umgeben sein kann (Textfig. D). Am klarsten werden die Bilder durch Saffraninlichtgrün. Hier färbt sich eine Kernnetzstruktur schön grün. Textfig. D ist eine Zeichnung nach einem mit Saffraninlichtgrün gefärbten Präparate. Die runden Kugeln an der Innenseite der Membran liegen oft so dicht an derselben, daß sie sich abplatten. Nicht immer färben sie sich intensiv mit Eisenhämatoxylin. Oft bleiben sie heller oder färben sich mit Best'schem Karmin schwach rötlich, selten tingieren sie sich tief rot (Fig. 16 u. 37). Eisenhämatoxylin greift manchmal, wie schon oben hervorgehoben, ganze Kerne gar nicht an. Diese werden dann durch Best'sches Karmin ziemlich rot, so daß man glauben möchte, alle Kernsubstanz habe sich in Glykogen verwandelt. Bei wiederholter Färbung mit Eisenhämatoxylin aber wird die rote Farbe durch tiefschwarze ersetzt, nur die Kügelchen an der Kernmembran können einen rötlichen Ton behalten. So wurde z. B. der Schnitt, nach dem Fig. 16 gezeichnet wurde, 2 mal gefärbt. Es scheint, daß die Kügelchen an der Kernmembran chromatische Nukleolen sind, die manchmal das Chromatin verlieren und dann nur aus Plastin bestehen. Die Nukleolen können verschiedene Größen haben und in verschiedener Menge an der Kernmembran liegen. Sie scheinen von der Innenmasse, die man wohl als Caryosom bezeichnen kann, zu stammen und auch dorthin wieder zurückgezogen werden zu können (vgl. Fig. 10 u. 5c, Textfig. D). Der oxychromatische Teil des Kernes färbt sich manchmal durch Best'sches Karmin rötlich (Fig. 20) und Rotfärbung schimmert häufig auch unter der tiefschwarzen Färbung des Basichromatins hervor.



Textfig. D.

In den Cysten, die ich von den grauen Tieren erhielt, machen die Kerne allerlei Veränderungen durch, die zum großen Teil wohl Degenerationserscheinungen sind. Die Veränderungen beginnen im Innern der Cysten. Die Außenzonen haben meist noch Kerne von

gewöhnlichem Aussehen. Zunächst verwischt sich die typische Kernstruktur und die runden Nukleolen liegen im ganzen Kerne zerstreut (Fig. 14). Diese Nukleolen färben sich aber meist nicht mehr ganz chromatisch, sondern nur ein halbmondförmiger Teil derselben. Gleichzeitig erscheint außen um den Kern ein heller Hof, der offenbar mit einer hyalinen Flüssigkeit erfüllt ist. Da der Kern an Größe verliert und im allgemeinen um so kleiner ist, je größer der helle Hof wird (Fig. 36 II, 1—3), kann man annehmen, daß der Kern irgendwelche Flüssigkeit abgibt. Es sei erwähnt, daß ein derartiger hyaliner Hof auch um Kerne auftreten kann, die in losgelösten toten Plasmaportionen liegen. GRUBER beschreibt, wie derartige Höfe um die Kerne durch Fixierung entstehen können. Der Hof kann rund oder oval sein, manchmal platten sich zwei Höfe gegenseitig ab oder zwei Kerne haben einen Hof. Selten findet man auch Nukleolen im Plasma in der Nähe des Kernes (Fig. 16). Wie die Nukleolen in das Plasma geraten, ist schwer zu sagen; mir scheint, daß dies auch bei der Behandlung, etwa beim Schneiden, also auf künstliche Weise geschehen kann. Die Zahl der Nukleolen nimmt mit dem Kleinerwerden der Kerne ab, so daß dann die Kügelchen bequem zu zählen sind (Fig. 23). In ganz kleinen Kernen sieht man oft statt der Nukleolen kleine chromatische Körnchen. Häufig liegen die Kerne der Cysten an der Peripherie der einzelnen Plasmaportionen (Fig. 13), jedoch nicht ausschließlich.

Die Kerne der gelben Tiere unterscheiden sich gewöhnlich, wenn noch größere Glanzkörper im Plasma liegen, nicht viel von denen der grauen Tiere. Sobald aber die Glykogenmenge stark zurückgegangen ist und die Bakterien überhand genommen haben, zeigen die Kerne merkwürdige Veränderungen, welche in den Fig. 20, 21 u. 19a—c wiedergegeben sind. Ihre Größe wächst von 8 μ bis auf 10–12 μ. An der Außenseite ihrer Membranen sitzen dicht gehäuft stäbchenförmige Bakterien und zwar meistens die größere Art der beiden konstant vorkommenden (vgl. Fig. 25!). Die gewöhnliche Kernstruktur ist verändert. Nukleolenartige Kugeln in allen Größen können im ganzen Kerne regellos verteilt sein wie in Fig. 20b. Derartige Gebilde liegen dann gewöhnlich auch im Plasma. Oder es hat sich das „Karyosom" bedeutend vergrößert (Fig. 20a), im Zentrum liegen noch einige chromatische Bröckchen, während die Hauptmasse an Chromatin in unregelmäßigen Brocken an der Peripherie des „Karyosoms" lagert. Dessen Substanz aber färbt sich immer mit BEST'schem Karmin schmutzig-rot, welche Farbe auch ins

gelbliche und bräunliche überspielen kann. Die Kernmembran steht gewöhnlich weit ab (Fig. 20a). Des weiteren findet man Kerne, deren „Karyosom“ kleiner geworden und auf eine Seite des Kernes gelagert ist (Fig. 19b). Das Chromatin hat stark abgenommen.

Schließlich sieht man Kerne, die nur noch aus einer Membran bestehen, in der einige Chromatinbröckchen liegen (Fig. 19c) oder die Kernmembran ist ganz geschwunden und ein Haufen von Bakterien und eingestreuten chromatischen Brocken zeigt an, wo früher ein Kern war (Fig. 21).

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die Bakterien die Ursache der geschilderten Veränderungen sind. Die Stäbchen sind zu kolossalen Mengen in der Zelle herangewachsen, wie Fig. 21 zeigt, und greifen nun die Kerne an, was sie in den typisch grauen Tieren nicht tun. Schließlich werden die Kerne ganz aufgelöst. Weiter unten wird auf diese Verhältnisse noch näher eingegangen werden müssen. — Es kommt übrigens auch vor, daß die Kerne aufgelöst werden, ohne daß dabei die Bakterien beteiligt sind. Fig. 42 bringt ein graues oder weißes Tier, das ein merkwürdig strangförmiges Plasma hat. Unzählige Chromatinbröckchen liegen im Plasma zerstreut. Das Tier war der Sommerwärme ausgesetzt und zeigt offenbar anomales Verhalten. Kernauflösungen kommen auch bei typisch weißen Tieren vor. Hier sieht man mitunter, wie das eine Ende eines Tieres ganz frei von Kernen ist, aber an seinem Rande einen dichten Chromatinring hat. Diese Ansammlung von Chromatin am Rande ist vielleicht ein bloßer physikalischer Vorgang. Auch Cysten können eine Kernauflösung und eine Ansammlung von Chromatin am Plasmarande zeigen (Fig. 43). Fig. 43a gibt das Bild eines ganzen Schnittes durch eine derartige Cyste wieder. Der Chromatinkranz an der Peripherie ist deutlich zu sehen. Daneben befindet sich ein Teil des Randes stärker vergrößert. Alle diese Kernauflösungen scheinen abnorme Vorgänge zu sein. Dasselbe gilt vielleicht für gewisse Kernveränderungen in Tieren, die stark überfüttert wurden. Da durchziehen mitunter unregelmäßige, stark verzweigte Bänder und Schollen von Chromatin den Kern und lagern sich an die Kernmembran an. Oder es liegen in der Kernmembran wenige, große chromatische Kugeln. Tiere aus Hungerkulturen zeigen oft sehr große und nur wenige Nukleolen an der Kernmembran (Fig. 17, Fig. 36 III, 1a). — Die Kernverhältnisse in den weißen Tieren wurden schon gestreift. Auf sie beziehen sich die Fig. 1—6, 39—41, 29—36. Die Fig. 36 gibt eine schematische Darstellung aller Kernveränderungen, die beobachtet wurden.

Sind die Kerne der weißen Tiere noch nicht größer als die der grauen, so haben sie gewöhnlich das Aussehen der Fig. 5c. Alles Chromatin ist in der Mitte vereinigt, Nukleolen an der Membran fehlen. Sobald die Kerne größer werden, bilden sich größere, unregelmäßige, chromatische Schollen (Fig. 1, 40), die zunächst immer größer zu werden scheinen, bis der Kern ungefähr die Größe von 15—18 μ erreicht hat. Die Kerne zwischen 8 und 15 μ scheinen oft chromatische Brocken an das Plasma abzugeben. Man sieht in den betreffenden Zellen sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färbende Brocken zerstreut liegen (Fig. 1, 35) und bemerkt häufig Kerne, die offenbar einen chromatischen Brocken abschnüren; besonders die Fig. 1 scheint dies deutlich zu zeigen: Im Plasma liegt ein Kern mit einer Ausbuchtung, in der sich ein chromatischer Brocken findet. Neben den übrigen Kernen liegt je ein Brocken. Auch in Fig. 35c hat sich der Kern an einer Stelle etwas ausgebuchtet und gibt offenbar einen Brocken an das Plasma ab. Die Frage, ob es sich um eine gesetzmäßige Chromatinabgabe handelt, muß aber offen bleiben, bis einmal diese Kernveränderungen gründlich erforscht sind.

Da in diesen Stadien die Zahl der Kerne ganz gewaltig abnimmt, nie aber zurückgehende Kerne sicher wahrgenommen werden können, andererseits die Kerngröße wächst, ist es möglich, daß kleinere Kerne zu größeren verschmelzen. Häufig sieht man auch zwei Kerne dicht nebeneinander liegen (Fig. 1, 5, 6), jedoch wurde eine direkte Verschmelzung auf diesen Schnitten nie wahrgenommen.

Wenn man auch noch recht große Kerne mit dicken chromatischen Schollen sieht (Fig. 41), so ist doch bei Kernen, die größer als 18 μ sind, die Tendenz vorhanden, diese Schollen zu verkleinern.

Sobald fast nur noch kleinere, runde Chromatinbröckchen im Kerne liegen, kann die Kernnetzstruktur eine sehr regelmäßige werden, wie es die Fig. 5b, 4, 5a u. 2 zeigen. Feine Chromatinkörnchen liegen in den achromatischen Maschen, daneben können noch einige größere Brocken vorhanden sein. Große Nukleolen im Kern neben feinkörniger, chromatischer Substanz zeigen besonders die Fig. 3 u. 36 I 8. Bemerkenswert sind auch hier wieder Nukleolen, die nur zum Teil chromatisch sind: der runden Plastinkugel sitzt eine Chromatinkappe auf. Mitunter stößt man auf Kerne, deren Chromatinkörper reihenweise hintereinander geordnet sind. Daneben finden sich dann gewöhnlich noch einige größere Kugeln. Einigemal wurden auch Kerne gesehen, die dunkler sich färbende, unregelmäßige Partien hatten, von denen sich Chromatinkörnchen und Chromatinkörnchenreihen loszulösen schienen (Fig. 5a). Es offenbart

sich also in dem Kernaussehen bei den weißen Tieren eine Mannigfaltigkeit von Bildern, wie sie nicht reicher gedacht werden kann. Alle Bilder in eine zusammenhängende Reihe zu bringen, ist sehr schwer. Der Versuch in der Figur 36 I ist ein ganz grober. Man sieht in I, 1 einen Kern, wie ihn gewöhnlich graue Tiere haben. Fig. I, 2 ist ein Kern, der alles Chromatin in das Innere gezogen hat. Der Kern der Fig. I, 3 hat einen Chromatinbrocken abgegeben, die etwas größeren Kerne der Fig. I, 4 liegen dicht beisammen. Fig. I, 5 zeigt einen noch größeren Kern mit großen Chromatinschollen und kästchenförmiger Membran. In Fig. I, 6 sieht man, wie die Chromatinschollen kleiner werden, Fig. I, 8 bringt einen großen, mit Zeichenprisma gezeichneten Kern. Über Fig. I, 7 soll nunmehr gehandelt werden.

Tiere mit ganz großen Kernen haben deren nur ganz wenige, Tiere mittlerer Größe schätzungsweise nicht mehr als 10—12. Ja, ich sah Tiere mit nur 3—5 Kernen. Wenn man sich vergegenwärtigt, daß ein graues Tier mittlerer Größe mindestens 2000 Kerne besitzt, so muß man verwundert fragen, wohin die vielen Kerne kommen. Einmal ist es mir gelungen in einem Tiere, das sich in einem Stadium befand, wie es die Fig. 32 wiedergibt, einen Kern aufzufinden, der in der Mitte etwas biskuitartig eingeschnürt war (Fig. 33). Das Bild sah so aus, als ob zwei Kerne im Begriffe wären miteinander zu verschmelzen. Der ganze Kern hatte in der längsten Ausdehnung 48 μ. Im nächsten Schnitt war aber das Bild stark verändert. Da lagen zwei Kerne dicht nebeneinander, von denen der eine einen plasmaleeren Hof um sich hatte. Auf dem dritten Schnitt lagen die beiden Kerne dichter beieinander und der eine schickte einen Fortsatz aus, der im Schnitt etwas verletzt war. Der 4. Schnitt war ähnlich. Der letzte Schnitt zeigte nur noch den Rest des einen Kernes. Kombiniert man nun die Schnitte und zeichnet dann den Kern in einer Ebene, die senkrecht zu den Schnittebenen steht, so erhält man etwa ein Bild, wie es die Fig. 34 wiedergibt. Jede der beiden Hälften des Kerngebildes hatte einen Durchmesser von etwa 30 μ, also das ganze Gebilde war in der längsten Ausdehnung ca 60 μ. (Die größten Kerne der weißen Tiere sind etwa 50 μ groß; der in Fig. 4 gezeichnete maß 54 μ.) Wollte man aber behaupten, die Kernreduktion erfolge durch immerwährende Verschmelzung der Kerne, so müßte man ein reiches Tatsachenmaterial vor sich haben; dieses stand mir nicht zur Verfügung. Der Kern der Fig. 33 kann auch irgendeine zufällige Deformation sein. Allerdings scheint mir eine Kernreduktion durch Verschmelzung

wahrscheinlicher zu sein als eine solche durch Resorption. Auf der Suche nach Anhaltspunkten für diese fand ich kleine Vakuolen mit grau sich färbendem Inhalte und oft einigen chromatisch sich färbenden Körnchen, aus welchem Befunde man auf eine Resorption von Kernen schließen könnte (Fig. 41). Aber derartige Bilder sind durchaus nicht überzeugend. So schneiden meine Beobachtungen ein Gebiet an, das weiterer, gründlicher Durchforschung bedarf.

Korrelation zwischen den Kernen und den Glanzkörpern.

1. In den grauen Tieren liegen im Plasma viele Glanzkörper in einer Größe von 2—25 μ in der längsten Ausdehnung, der Kern ist fast konstant etwa 8 μ groß und zeigt die charakteristische Struktur eines zentralen Caryosoms und vieler peripherer Nukleolen.

2. Werden die Tiere durch starke Fütterung zur Bildung großer Glanzkörper veranlaßt, so nimmt der Kern oft andere Strukturen an, sei es, daß das Caryosom schwindet und viele kleinere oder wenig große Nukleolen auftreten, sei es, daß die Nukleolen schwinden und chromatische Bänder und Schollen auftreten. Werden die Glanzkörper durch Hunger klein und verlieren ihr Glykogen, so wachsen die Nukleolen des Kernes oft zu größeren Kugeln heran.

3. In den weißen Tieren gehen an den Kernen und den Glanzkörpern Veränderungen vor sich, deren Phasen im allgemeinen einander entsprechen und einander parallel gehen.

a) Mit einem gewaltigen Wachstum der Glanzkörper erfolgt eine Umbildung der Kerne derart, daß die Nukleolen an der Kernmembran schwinden und größere chromatische Schollen auftreten.

b) Während sich die Glanzkörper langsam auflösen, wachsen die Kerne gewaltig heran und ihre Zahl wird stark reduziert.

c) Sind die Glanzkörper verschwunden, dann liegen wenige große Kerne im Plasma.

Es besteht also eine innige Verbindung zwischen den Veränderungen der Glanzkörper und denen der Kerne. Kerne und Glanzkörper haben an gewissen Zellvorgängen gemeinsamen Anteil oder, da die Glykogenspeicherung und der Verbrauch von Glykogen trophische Funktionen der Zellen sind, so kann man auch allgemein sagen: Trophische Vorgänge der Zelle können an den Kernen strukturell zum Ausdruck kommen.

Es sei dem noch hinzugefügt, daß auch am Plasma der weißen Tiere Veränderungen wahrzunehmen sind, die mit jenen an den Glanzkörpern und den Kernen im großen ganzen parallel gehen:

1. Das Plasma färbt sich mit der fortschreitenden Auflösung der Glanzkörper mit BEST'schem Karmin immer intensiver rot.

2. Es verliert dabei mehr und mehr seinen grobalveolären Bau und wird kompakter. Auch die Alveolen, die an der Stelle der Glanzkörper zurückgeblieben sind, verschwinden allmählich.

Die Kernvermehrung.

Die Angaben darüber in der Literatur sind spärlich und mangelhaft. Die Bilder GRUBER's über amitotische Teilung sind unwahrscheinlich. Aus den Skizzen, die SCHIRCHS einer Schilderung von simultaner, mitotischer Zweiteilung der Kerne beigibt, ist nichts zu entnehmen.[1]) BOTT beschreibt Kernvermehrung durch Zerfall von Kernen in ungleichgroße, unregelmäßige Chromatinbrocken. Einen derartigen Zerfall habe auch ich öfters gesehen, wenigstens halte ich Chromatinhaufen, wie sie z. B. die Fig. 25 e bringt, für zerfallene Kerne. Es ist aber nicht wahrscheinlich, daß aus derartigen Brocken von Chromatin neue Kerne hervorgehen.

Ein einzelliges Tier mit soviel Kernen, wie sie die Pelomyxa palustris hat, kann als Syncytium bezeichnet werden.

Gewöhnlich sind alle Kerne gleich groß und gleich gebaut. Einmal sah ich ein Tier mit Kernen in allen Größen, von ganz kleinen an bis zu solchen von etwa 8 μ. Eine amitotische oder mitotische Zweiteilung von Kernen habe ich nie wahrgenommen. Wäre eine solche eine simultane, so müßte bei mittelgroßen Tieren mit ungefähr 2—3000 Kernen eine gewaltige Kernvermehrung auf einmal stattfinden, wovon ich nie etwas bemerkte.

Eine enorme Vermehrung der Kerne muß aber stattfinden; denn man sieht oft ganz kleine graue Tiere mit ganz wenig Kernen, etwa 30—50, und diese Tiere wachsen doch zu großen mit einigen Tausenden von Kernen heran. Findet eine Zweiteilung der Kerne statt, so muß sie schnell vor sich gehen und die Kerne müssen schnell die normale Größe erreichen.

Ich rechnete bei meinen Untersuchungen auch mit der Möglichkeit einer anders gearteten Kernvermehrung: man sieht nicht selten Kerne, die in ihrer Membran viele chromatische Kugeln einschließen. Da diese nicht selten auch im Plasma gefunden werden,

---

[1]) Auch ich habe nicht selten Kerne gefunden, die langgestreckt waren und ein in die Länge gezogenes Caryosom besaßen, aber meist in schlecht fixierten Schnitten. Solche durch irgendeinen Zufall veränderten Kerne hat vielleicht auch SCHIRCH gesehen; seine Skizzen lassen es vermuten.

so könnte man sich eine Kernvermehrung so vorstellen, daß ein Kern unter vielen anderen in seinem Innern viele kleine Kerne bilde, die durch Platzen der Membran ins Plasma gelangen könnten. Dann müßte man aber im Plasma häufig Kerne in allen Größen sehen, was nicht der Fall ist.

Bei der Suche nach Anhalstpunkten für eine Kernvermehrung kann man leicht durch allerlei Einschlüsse getäuscht werden. Schmidt beschrieb im Jahre 1913 kugelige Parasiten mit einem besonderen Zentrum und auch ich fand allerlei derartige Gebilde. Da seien vor allem kugelige Gebilde mit einer Membran genannt, die gewöhnlich in Haufen beisammenliegen (Fig. 25 a) und die ich für Bakteriensporen halten möchte. Häufig sieht man derartige und etwas anders aussehende rundliche Gebilde in gemeinsamen Membranen eingeschlossen und diese Gebilde lassen selten eine feinere Struktur erkennen. Ob es Bakterien in eigenen abgeschiedenen Hüllen, ob es degenerierte Kerne sind, kann nicht gesagt werden.

Pelomyxa wird nun seit 1866 untersucht und dient jetzt in jedem Semester an vielen Hochschulen als Demonstrationsobjekt, doch eine bestimmte, zuverlässige Angabe über die Kernvermehrung ist noch nicht bekannt geworden.

Wenn eine Zweiteilung nicht vorliegt, so ist die nächste Wahrscheinlichkeit die, daß ein normaler Kern in seinem Innern kleinere Kerne bildet bzw. in viele kleinere Kerne zerfällt. Ich fand nicht selten Häufchen kleiner, gleichgroßer, chromatischer Kügelchen (Fig. 24 a). Eine Membran war nicht zu sehen. Vielleicht handelt es sich da um durch Bakterien degenerierte Kerne, vielleicht ist es aber auch ein normaler Zerfall in kleine runde, gleichgroße Chromatinbröckchen, die zu Kernen heranwachsen. Aber etwas wirklich Sicheres kann über die Kernvermehrung nicht gesagt werden.

Die Fortpflanzung der *Pelomyxa palustris.*

Über die Fortpflanzung des Tieres wurde schon recht viel veröffentlicht, aber die meisten Angaben beruhen auf falscher Beobachtung.

Wenn Greeff, Korotneff, Pénard und Bott beschreiben, wie sie sahen, daß aus einem Muttertiere eine große Menge kleiner Rhizopoden kam und das Muttertier als Restkörper zurückließ, so können sie auf doppelte Weise getäuscht worden sein:

1. Das empfindliche Tier löst im Uhrschälchen leicht Plasmaportionen an seinem Rande ab und diese Portionen gehen dann sehr

rasch in das umgebende Wasser; oder mit einer Spur eines schädlichen Stoffes in Berührung gekommen, stößt die *Pelomyxa* oft plötzlich eine Menge von Glanzkörpern aus, was für eine „Sporulation" gehalten werden kann.

2. Im Uhrschälchen gehen Pelomyxen leicht zugrunde, ohne daß man es mit dem bloßen Auge bemerkt. Dann wird der tote Plasmahaufen häufig von kleinen Einzellern, wie Ciliaten, Flagellaten und Limaxamöben besucht, die dann bei Betrachtung unter dem Mikroskop für „Embryonen", „junge Pelomyxen" oder „Gameten" gehalten werden können. Ich hielt einmal zwei Cysten, die völlig unversehrt zu sein schienen, in einem Uhrschälchen. Als sie beide zusammen geschnitten waren, zeigte die eine ein granuliertes Plasma ohne Kerne, die andere war mit lauter einkernigen Amöben erfüllt, die das Aussehen von Limaxamöben besaßen. Auch außerhalb der Cystenmembran, zwischen allerlei Partikeln und Bakterien, waren sie zu finden, so daß man glauben konnte, junge Pelomyxen oder Gameten seien gerade im Ausschlüpfen begriffen. Aber das Innere der Cyste zeigte zerfallenes, totes Plasma voller Bakterien und die Amöben waren offenbar eingewanderte Limaxamöben. Im Jahre 1910 entdeckte Stolc als erster Cysten von *Pelomyxa palustris*. Eine Notiz darüber entnehme ich dem „Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere", I. Teil, Jena 1912, herausgegeben von A. Lang auf S. 67. Nach Stolc sollen sich nur Tiere encystieren, die zuvor alle Nahrungspartikel ausgeschieden haben. Der Encystierung soll eine Plasmotomie vorhergehen, bei der mehrere, ungleichgroße Teile gebildet werden sollen. „Aus jedem solcher Teilstücke wird schließlich eine Cyste, indem die Stücke sich abrunden und besondere Stoffe sezernieren, die eine zweifache Hülle liefern. Die äußere, mehr oder weniger breite, zuweilen sogar undeutliche Hülle ist von einer schleimigen Konsistenz, . . . wogegen die innere, stärkere, ziemlich dicke hellbraune Hüllmembran chitinartiges Aussehen hat. Letztere Hülle ist noch dadurch bemerkenswert, daß ihre Oberfläche keineswegs glatt, sondern in regelmäßigen Abständen mit seichten, länglichen Grübchen versehen ist."

Die Cysten, die ich erhielt, hatten zwar eine doppelte (oder gar dreifache) Hülle (Fig. 15f), aber von einem Unterschied beider konnte ich nichts bemerken. Vielleicht hat Stolc Cysten gefunden, die nicht durch ungünstige Bedingungen hervorgerufen worden waren, wie alle diejenigen, die ich untersuchte. Die allein sicher beobachtete Vermehrung ist die vegetative durch Plasmotomie. Davon wurde schon oben gesprochen. Auf diese Weise muß eine enorme Ver-

mehrung erfolgen können; denn man findet, daß über Nacht eine Anzahl weißer Tiere ihre Zahl fast verdreifachen kann.

Auf verschiedene Weise gelang es mir Tiere zur Encystierung zu bringen.

Zuerst erhielt ich Cysten dadurch, daß ich graue Tiere auf den Wärmeschrank stellte. (Bei einer Wärme von 30—40 Grad.) Die Tiere kugelten sich bald ohne ihre Nahrungspartikel auszuscheiden ab und bildeten eine Cystenhülle von verschiedener Dicke. Diese Cystenbildung unterblieb oft an manchen Stellen; das abgekugelte Tier zeigte mitunter eine kaum wahrnehmbare Hülle. In Kulturen gehalten, konnten die Cysten nicht weitergebracht werden. Auf Schnitten war eine besondere Entwicklung nicht wahrzunehmen. Diese Cysten waren sicher ganz abnorme Bildungen. Auch wenn ich mit Hilfe eines Wärmeschrankes die Wärme ganz allmählich steigerte, indem ich von der Wasserwärme des Weihers ausging, konnte ich kein besseres Resultat erzielen.

Dann fand ich Cysten im Schlamme des Weihers, wenn der Schlamm in einem Teller bei heißer Julitemperatur im Zimmer etwa 1—3 Tage stand. Diese Cysten waren alle milchig-weiß, hatten keine Nahrungspartikel in ihrem Plasma und waren gewöhnlich kugelrund (Fig. 15f). Konnte ich keine aus dem Schlamme bekommen, so nahm ich mit der Pipette ganz große, hellere Tiere heraus, brachte sie in ein großes Uhrschälchen und ließ die Tiere darin längstens 12 Stunden. Dann fanden sich fast immer Exemplare darunter, die eine 2—3fache Cystenhülle abgeschieden hatten. Die Hülle war selten an allen Stellen gleich dick. Häufig war sie an einem Pol gerade noch als dünnes Häutchen wahrnehmbar und lag dort der Plasmamasse dicht an. Ihre doppelte oder dreifache Natur konnte nicht immer an allen Stellen festgestellt werden. Häufig sah man an der Grenze zwischen Plasma und Hülle losgelöste Plasmaportionen liegen, deren Kerne, auf Schnitten untersucht, das gewöhnliche Aussehen der Kerne grauer Tiere hatten, während die Kerne im Innern der Cyste gewöhnlich ein anderes Aussehen gewonnen hatten. Mitunter konnte man schon an den lebenden Cysten sehen, daß ihr Plasma stark zerklüftet war. Betrachtete man sie im Uhrschälchen unter dem Mikroskop, so machten sie einen durchaus normalen Eindruck; ihre Hüllen waren durchsichtig wie Schleier. Auf Schnitten erhielt sich ausnahmslos die äußere Hülle nicht (Fig. 13). Die innere Hülle zeigte auf ihrer Innenseite vielfach Plasmareste mit Kernen. Drang die Fixierungsflüssigkeit nur langsam im Plasma vor, so bildete dies regelmäßige konzentrische Ringe aufgelösten, zerfallenen Plasmas.

Eine andere Zerklüftung des Plasmas aber scheint eine natürliche zu sein; dabei liegen regelmäßig die Kerne im Plasma und nie außerhalb, während in den Zwischenräumen fast immer Glanzkörper, Bakterien und allerhand Partikel vorhanden sind (Fig. 13, 14).

Seltener färbten sich die Glanzkörper nicht mit Karmin, sondern mit Eisenhämatoxylin (Fig. 14). Die Membranen der Glanzkörper waren mitunter stark gefaltet.

Daß die Bakterien ausgeschieden werden, ist nicht verwunderlich; denn sie sind plasmafremde Gebilde. Auffällig ist aber, daß die Glanzkörper so konstant aus dem Plasma gestoßen werden; denn sie enthalten doch den wertvollen Reservenahrungsstoff. Wir haben aber bei weißen Tieren eine Auflösung der Glanzkörper bei einer auffallenden Entwicklungsrichtung der Zelle gefunden und können uns deswegen denken, daß auch hier vielleicht eine Auflösung stattgefunden hätte, wenn die Cystenbildung keine übereilte gewesen wäre. Oft haben ja die Glanzkörper kein Glykogen mehr, wenn sie zur Abscheidung kommen. Daß in dem Falle der Cystenbildung die Glanzkörper hinderlich sein können, kann vielleicht folgende Überlegung deutlich machen: Aus den Cysten schlüpfen sicherlich die Pelomyxen nicht in ihrer alten Form, vielleicht zerfällt das Plasma in ganz kleine, einkernige Tiere. Diese aber können mit den großen Glykogenkugeln nichts anfangen, sondern das Plasma muß sich vorher den Reservestoff in verteilter Form sichern. Kann das nicht geschehen, so werden die unbequemen Körper ausgeschieden. (Vielleicht werden aus dem nämlichen Grunde in den weißen Tieren die Glanzkörper aufgelöst.)

Auch diese Cysten konnte ich in Kulturen nicht weiterbringen und so fehlt mir jeder Anhaltspunkt zu einer Vermutung, wie die Weiterentwicklung erfolgt. Daß die Cysten abnorme Bildungen sind, glaube ich nicht. Eine normale Cystenbildung muß man a priori annehmen. Sie ist eine notwendige Schutzmaßnahme zur Erhaltung des Lebens, wenn die Tümpel, in denen die Tiere leben, allmählich austrocknen oder bis auf den Grund gefrieren. Auch zur Verbreitung der Art über Länderstrecken hinweg ist sie notwendig; wie könnte man sich sonst erklären, daß in einem Tümpel von etwa 1 m Durchmesser Pelomyxen auftauchen, wenn keine Möglichkeit besteht, daß sie durch fließendes Wasser hingelangen können. Vielleicht werden zur generativen Fortpflanzung Cysten gebildet, die von den weißen Tieren stammen.

Eine dritte Art Cysten erhielt ich von den gelben Tieren. Diese enthalten, wie oben angegeben, eine Unmasse Bakterien, die sich

auf Kosten der Pelomyxen ernähren, so daß diese allmählich immer kleiner werden, ohne daß sie absterben. Hält man diese kleinen Pelomyxen etwa einen Tag in Uhrschälchen, so hat fast immer eine Anzahl eine hyaline, gelbbraune Cystenhülle um sich abgeschieden, die aber selten ganz regelmäßig ausgebildet ist. Vielfach umhüllt sie nur einen Teil des Plasmas, während an dem anderen Teil Zerfallserscheinungen beobachtet werden. Fast mit Sicherheit treten diese Cysten auf, wenn das Kulturwasser durch irgendeinen Stoff schnell fauliger gemacht wird. Auch diese Cystenbildung ist jedenfalls eine Schutzmaßnahme; vielleicht sind die Tiere deswegen dazu noch eher geneigt, weil sie schon durch die Bakterien geschädigt sind.

Auf Schnitten durch diese Cysten sieht man die Unmasse von Bakterien im Plasma, Spuren von Glanzkörpern, geschädigte Kerne und überall chromatische Bröckchen, die sich gern an den Rand der Cyste begeben und dort ein breites Band bilden. Die Schnitte bieten gewöhnlich ein recht unerfreuliches Bild. Seltener findet man einen Zustand, wie bei den Cysten der grauen Tiere, ein kompaktes, nicht alveoläres Plasma mit kleinen, in Höfen eingeschlossenen Kernen, die wenigen Glanzkörper und die Unmasse von Bakterien ausgeschieden (Fig. 23).

Eine vierte Art von Cysten, die mit denen der gelben Tiere gewisse Ähnlichkeit haben, da in ihnen auch die Kerne aufgelöst werden, erhielt ich von der kleinen Pelomyxenart aus dem Vogelwoog bei Kaiserslautern. Die Fig. 15 d bringt eine solche *Pelomyxa*, die sich im Uhrschälchen über Nacht encystierte (Fig. 15 e). Einen ganzen Schnitt durch diese Cyste zeigt Fig. 43 a bei schwacher Vergrößerung und daneben ist ein kleiner Randausschnitt zu sehen. Die Cystenhülle ging verloren. Man sieht in Auflösung begriffene Kerne und am Rande ein breites Chromatinband. Glanzkörper und Glykogen sind verschwunden, ebenso die Bakterien, das Plasma ist kompakt.

So begegnet uns eine außerordentliche Mannigfaltigkeit an Cystenbildern, die man unmöglich in ein einziges Schema bringen kann.

Die ganze Entwicklungsrichtung der weißen Tiere weist darauf hin, daß wir es hier mit den Vorbereitungen zur generativen Fortpflanzung zu tun haben. Tausende von Kernen werden reduziert und einige wenige bleiben übrig und erreichen eine erstaunliche Größe; sie gewinnen das Aussehen des Kernes eines unreifen Eies (Fig. 36 I 8, Fig. 3). Die Glanzkörper verschwinden und ihr Inhalt verteilt sich gleichmäßig im Plasma, nachdem zuvor die Zelle in erhöhtem Maße Glykogen gespeichert hatte. Die Bakterien

können in Zwischenräume ausgeschieden werden (Fig. 3) oder in kleinen Häufchen beisammenliegen (Fig. 4), das Plasma wird kompakt und die Zelle zeigt Neigung in kleine Stücke zu zerfallen. Das alles sind Vorgänge, wie sie von anderen Protozoen als Vorbereitung zur geschlechtlichen Fortpflanzung bekannt sind. Sie haben z. B. Ähnlichkeit mit den die Autogamie vorbereitenden Stadien bei *Actinosphaerium Eichhorni*.

Aber wie die weitere Entwicklung vonstatten gehen mag, kann man schwer vermuten. Wahrscheinlich ist wohl, daß die weißen Tiere, nachdem sie in kleinere Stücke zerfallen sind, sich encystieren. Die Teilstücke weiter zu züchten gelang mir nicht. Die Tiere hielten sich nicht lange und, geschnitten, zeigten sie sich von Bakterien erfüllt und ihre Kerne ließen Degenerationserscheinungen erkennen. Das Chromatin hatte sich von den Nucleolen getrennt und erfüllte in Bröckchen den Kern und häufig auch das Plasma in der Umgebung des Kernes. Die Nucleolen lagen als Scheibchen von verschiedenen Dimensionen, oft blasig aufgetrieben, im Kern. Offenbar sind die weißen Tiere außerordentlich empfindlich.

Einige Mal fand ich weiße Tiere ohne Kerne, aber ihr Plasma war gleichmäßig von Chromatinbröckchen erfüllt (Fig. 42). Vielleicht ist dies ein weiter vorgeschrittenes Stadium der Degeneration.

Die Bakterien in *Pelomyxa palustris.*

Schon GREEFF sah Stäbchen im Plasma des Tieres liegen, deutete sie aber nicht als Bakterien. BLOCHMANN sprach von Bakterien im Plasma und PÉNARD von symbiontischen Bakterien. Die zwei letzten Forscher fanden Pelomyxen, die überaus zahlreiche Bakterien enthielten und beschrieben diese Tiere als besondere Arten. PÉNARD verwandte die Stäbchen zur Systematik und bezeichnete sie als Kennzeichen für die Gattung *Pelomyxa*. Auch fand er in verschiedenen Pelomyxenarten verschiedene Arten von Bakterien. Er hielt das Verhältnis zwischen Pelomyxen und Bakterien für Symbiose. Dem möchte auch BUCHNER in seinem Buche „Tier und Pflanze“ beipflichten. Doch sagt er: „Diese Frage (wo der Vorteil des Zusammenlebens für die Amöbe und die Bakterien liegen könnte) kann nur von einem Bakteriologen gelöst werden, dem es gelingt, die Symbionten zu züchten und ihre physiologischen Eigenschaften zu studieren.“ GOULD berichtete von einem Kulturversuch, der aber mißlang. Als ich meine Studien an *Pelomyxa* begann, fand ich bald, daß die Bakterien in das Leben der Tiere tief eingreifen. Be-

deutungsvoll war ihr ständiges Vorkommen um die Glanzkörper und besonders bei der Frage über die Entstehung der Glanzkörper war es nötig, sich auch mit den Bakterien zu beschäftigen. Ich ging bei meinen Untersuchungen von zwei Seiten aus:

1. An Schnitten und Bakterienstrichpräparaten studierte ich die Bakterienformen und ihr Verhalten in der Zelle, wie es morphologisch zum Ausdruck kam.

2. Durch Reinkulturen der Bakterien suchte ich etwas über ihr physiologisches Verhalten zu erfahren.

Ich wende mich zunächst den ersten Untersuchungen zu. Am lebenden Tiere sieht man die Bakterien ganz gut als Stäbchen mit starker Lichtbrechung, besonders wenn man das Tier durch ein Deckglas breitdrückt und ein Pseudopodium vorfließt. Sie „schwimmen" im ganzen Plasma und hängen konstant an den Glanzkörpern. Eigene Beweglichkeit scheinen sie nicht zu besitzen. Betrachtet man ectoplasmatische Pseudopodien, so kann man deutlich viele recht große, aber noch mehr ganz kleine Stäbchen sehen. Im körnigen Entoplasma sind letztere schwerer zu erkennen. Häufig stößt das Plasma Bakterien aus. Recht oft sieht man in dem Wasser, in dem die Pelomyxen leben, Bakterien, die ganz gleich aussehen. Ob es sich um dieselbe Art handelt, ist zweifelhaft. Auch in Nahrungsvakuolen liegen mitunter Bakterien, so daß man sich denken könnte, die Einwanderung geschehe auf diesem Wege; ein aktives Einbohren der Stäbchen in das Plasma braucht man gar nicht anzunehmen. Stirbt eine *Pelomyxa* ab, so können sich ihre Bakterien außerordentlich vermehren und das Plasma in langen Reihen hintereinanderliegender Stäbchen durchziehen. Sie scheinen also nicht unmittelbar an den lebendigen Organismus des Tieres gebunden zu sein; die kleinen Stäbchen können abgestorbene gelbe Cysten ganz und gar erfüllen, während dann die große Art sehr zurücktritt (Fig. 23).

An Bakterienstrichpräparaten kann man die beiden Arten in ihren Größen- und Mengenverhältnissen gut studieren (Fig. 25c). Die kleinen Stäbchen sind oft in weit größerer Zahl vertreten als die großen, trotzdem sie beim Beobachten vor den großen zurücktreten. Ihre Größe ist durchschnittlich 2—3 μ. Die großen Stäbchen sind ganz verschieden lang, 1,5—22 μ wurde gemessen. Auch ihre Dicke scheint zu schwanken, wenn nicht mitunter andere Arten in das Plasma gelangen können, die dann mit der konstanten Art verwechselt werden. Auf mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnitten tingieren sich die kleinen Stäbchen gleichmäßig schwarz, die großen sind gewöhnlich fein schwarz punktiert (Fig. 22 u. 25). Wird die

Farbe nicht genügend ausgezogen, so erscheinen auch letztere gleichmäßig schwarz (Fig. 21). Manchmal sieht man größere schwarze Punkte in ihnen oder es färben sich die Enden der Stäbchen allein schwarz.

In den weißen Tieren, welche sich in einzelne Stücke zerteilt hatten, fand ich häufig kleine Häufchen sonderbar aussehender Bakterien (Fig. 25 b), die vielleicht Vorbereitungsstadien zur Sporenbildung der großen Stäbchen sind. In grauen und gelben Tieren fand ich diese Stadien nie, so daß sie vielleicht für die weißen Tiere charakteristisch sind. Es seien hier auch noch einmal die Häufchen runder Kugeln erwähnt, welche Häufchen von Sporen sein könnten (Fig. 25 a).

Die Verteilung der Stäbchen im Plasma ist eine charakteristische. Die großen Stäbchen sammeln sich gewöhnlich um die Glanzkörper und eventuell um die Kerne an, die kleinen Stäbchen liegen meist im Plasma selbst (Fig. 27, 50 a, 53 a), so daß jedenfalls hauptsächlich die großen Stäbchen Beziehungen zu den Glanzkörpern und Kernen haben.

Die Menge der Stäbchen im Plasma ist außerordentlich verschieden. Wo die Glanzkörper groß sind und viel Glykogen vorhanden ist, findet man, ganz allgemein gesprochen, die wenigsten Stäbchen. Bisweilen hat man Mühe, bis man eines findet. Ob es aber Tiere gibt, die überhaupt kein einziges Stäbchen haben, muß sehr bezweifelt werden. Ich habe mitunter keine gefunden, aber sie tingieren sich außerordentlich verschieden stark und wo das Hämatoxylin stark ausgezogen wurde, können sie schwer gesehen werden. Daher wurden sie auch als kaum merkbare Gebilde in manchen Zeichnungen nicht mit aufgenommen. Wenig Bakterien scheinen die Tiere aus Hungerkulturen zu besitzen (Fig. 9, 10, 16, 17). Mitunter sind sie sehr zahlreich in jenen Tieren, die stark gefüttert wurden (Fig. 12), doch läßt sich eine allgemeine Regel hierin nicht aufstellen. Die grauen Tiere enthalten ganz verschiedene Mengen, ebenso die weißen.

Fest steht, daß die gelben Tiere ganz ungeheure Mengen Bakterien besitzen. Diejenigen Tiere machen den gesundesten Eindruck, die wenig Bakterien haben, dagegen sind die Tiere um so mehr geschädigt, je mehr Bakterien sie bewohnen.

Um die Glanzkörper liegen die großen Stäbchen oft staketförmig, mit ihrer Längsseite nebeneinander. Lagern die Stäbchen in großen Mengen um die Körper, so ist deren Habitus immer mehr oder weniger verändert. Der Inhalt kann fein gekörnt, die runden Körner können

zu schmalen langen werden, und in der gleichen Längsrichtung liegen dann auch die Bakterien (Fig. 22b), die Membran kann weit abstehen (Fig. 12) und nur zum Teil mit Glykogen erfüllt sein (Fig. 19d). Nicht selten findet man leere Glanzkörpermembranen und darum unzählige Bakterien (Fig. 22c). In den gelben Tieren sind die Glanzkörper stets sehr klein, meist färben sie sich mit Karmin nur schwach oder gar nicht und werden dann grau bis schwarz durch Eisenhämatoxylin tingiert. Sie sind von der großen Art Bakterien verlassen und gewöhnlich hängen nur einige der kleinen Art daran. In manchen gelben Tieren sind Glanzkörper kaum aufzufinden.

Alle diese Befunde lassen darauf schließen, daß die großen Bakterienstäbchen das Glykogen der Glanzkörper auflösen und sich von ihm ernähren. Die langen Stäbchenreihen deuten auf schnelle Teilung hin.

Solange noch große glykogenhaltige Glanzkörper in den Tieren vorhanden sind, bleiben die Kerne gewöhnlich frei von Bakterien. Dieses Bild ändert sich an Schnitten durch Tiere, die ganz kleine Glanzkörper besitzen. Da erfüllen unzählige Bakterien beiderlei Art das ganze Plasma und an manchen Stellen liegt Stäbchen neben Stäbchen, alle in etwa gleicher Richtung (Fig. 21 oben). Die Kerne sind von den Bakterien dicht umlagert und zeigen die charakteristischen Veränderungen, von denen oben schon gesprochen wurde. Die Auflösung der Kerne scheint eine verschiedene zu sein. Die Kernmembran kann sich lange erhalten, bis schließlich nur noch Spuren von Chromatin im Kerne zu finden sind (Fig. 19c), oder es dringen die Bakterien bald in das Innere, wodurch ein mit Bakterien durchsetzter Chromatinhaufen entsteht.

Die Tatsache, daß in den gelben Tieren die Glanzkörper erst kleiner werden (Fig. 20a) und dann immer schwächere Glykogenreaktion ergeben, könnte auch so erklärt werden, daß man sagt, die trophischen Funktionen der Zelle würden durch die Bakterien, besonders durch die Schädigung so vieler Kerne, gestört und gehemmt, so daß die Zelle das Glykogen wohl noch abbauen könne um davon zu leben, daß sie aber Glykogen nicht mehr zu bilden vermöge.

Aus alledem folgt, daß die Bakterien für die *Pelomyxa* überaus schädlich werden können, Degenerationserscheinungen hervorrufen und das Tier zum Absterben bringen, wenn sie in großen Mengen auftreten. Die Wahrscheinlichkeit, daß die Bakterien mit dem Tiere in Symbiose leben, wird geringer; trotzdem ist aber das konstante Vorkommen der beiden Bakterienarten in dem Tiere und die Tatsache, daß offenbar abwehrende Schutzstoffe nicht

gebildet werden, überaus merkwürdig. So wird die Vermutung aufrechterhalten, daß vielleicht doch eine primitive Symbiose vorliegt. Man könnte sich denken, daß beide Organismen einen gewissen Nutzen voneinander hätten, wenn die Amöbe an ihren normalen Funktionen nicht gehindert ist und allzu sehr schädigende Einflüsse der Bakterien parieren kann. Werde aber durch irgendwelche äußeren Einflüsse die *Pelomyxa* an ihren normalen Funktionen gehindert, dann trete die schädigende Wirkung der Bakterien ungehindert ein, der Antagonismus wäre aufgehoben. Das symbiontische Verhältnis werde zum parasitären. Die Bakterien könnten vielleicht geradeso wie im Wiederkäuermagen normalerweise die Cellulose-verdauung bewirken. Irgendeine Grundlage zu dieser Annahme konnte aber nicht gefunden werden.

Durch systematisches Studium des physiologischen Verhaltens der Bakterien kann man vielleicht etwas Näheres erfahren. Ich habe nur wenige Untersuchungen in dieser Richtung angestellt. Zuerst suchte ich einzelne große Stäbchen zu isolieren und an ihnen ein Wachstum zu beobachten. Ich hätte auf diese Weise sichere Reinkulturen der großen Stäbchen erhalten und hätte sie auf den verschiedenen Nährböden erproben können. Das dazu einzig brauchbare Tuscheverfahren brachte keinen Erfolg. Dann wandte ich das gewöhnliche Ausstrichverfahren an. Zunächst wurde eine dazu bestimmte *Pelomyxa* in sterilisiertem Wasser gründlich gewaschen, um etwa außen anhängende Bakterien zu beseitigen. Es wurden dazu 4—5 in Petrischalen stehende Uhrschälchen benützt. Die gereinigte *Pelomyxa* wurde mit einem Platindraht in Pferdefleischbouillon auf einem Objektträger zerrieben und dann wurden die Ausstriche auf Böden in Petrischalen vorgenommen. An Nährböden wurden anorganische und organische oder gemischte benützt, manchmal dazu sterilisiertes Wasser aus dem Weiher des Zoologischen Instituts. Auf den meisten Nährböden wuchsen mehrere Kulturen, die dann einzeln abgeimpft und zu Reinkulturen verwendet wurden. Einigemal wuchs gar nichts. Da die einzelnen Böden nicht oft genug durchgeprobt wurden, so daß ein einigermaßen sicheres Resultat zutage getreten wäre, sollen sie nicht aufgezählt werden. Es wuchsen gewöhnlich Gemische und reine Kolonien von Coccen, langen spirillenartigen Stäbchen, kurzen geraden Stäbchen und häufig auch langen, in den Größenverhältnissen der großen Bakterienart in der *Pelomyxa*. Diese Stäbchen waren aber beweglich, hatten also Geißeln, was allerdings kein Grund wäre, sie mit den Pelomyxenstäbchen nicht identifizieren zu wollen; Geißeln können in verschiedenen

Medien auftreten und verschwinden. Die Kolonien der langen Stäbchen waren gewöhnlich länglich runde, innen opakweiße, außen etwas hellere Flecken. Ihr konstantes Auftreten in den Strichkulturen läßt die Vermutung zu, daß es sich hier um die großen Stäbchen der *Pelomyxa* handelte. Einmal wuchsen sie fast rein auf einem Glykogen-Asparaginboden. Ferner seien folgende Nährböden, auf denen sie erhalten wurden, genannt: Pferdefleischgelatine, löslicher Stärkeagar, Malzagar. Aus folgenden Gründen wurden die Untersuchungen nicht fortgesetzt: 1. Es ist unmöglich, eine *Pelomyxa* so zu reinigen, daß einigermaßen Sicherheit gegeben ist, daß an ihr nicht andere Bakterien hängen. 2. In der *Pelomyxa* kommen neben den zwei Arten ab und zu sicherlich noch verschiedene andere vor, wie sie durch Nahrungsaufnahme usw. hereingebracht werden. Ein Irrtum ist daher leicht möglich und der Nachweis, daß es sich wirklich um die rechte Art handelt, ist so nicht zu führen. Doch bin ich überzeugt, daß durch umfangreiches Studium zum mindesten ein Wahrscheinlichkeitsbeweis gelingt. Vor allem ist es dazu nötig, daß das Verhalten der Bakterien bei der Fortpflanzung, in den jungen Pelomyxen und den einzelnen Entwicklungsstadien bekannt wird, damit man eventuell junge, nicht infizierte Pelomyxen infizieren oder andere ähnliche Manipulationen vornehmen kann.

Über das Verhalten der Bakterien in den einzelnen Stadien der Entwicklung von *Pelomyxa* konnte wenig beobachtet werden. In den Cysten scheinen bei normalem Verlauf die Bakterien in die Zwischenräume zwischen den einzelnen Plasmaportionen abgeschieden zu werden (Fig. 14). In der Cyste, die in Fig. 43 abgebildet ist, fand ich keine Bakterien. Bei weißen Tieren werden die Bakterien hie und da in große Vakuolen, die im Plasma entstehen, ausgeschieden (Fig. 3). Häufig sieht man sie auch in kleinen Gruppen beisammenliegen.

Ernährungsversuche.

Unter den drei oben erwähnten Aufsätzen über die Verdauung bei *Pelomyxa* bringt nur die Arbeit von Stolc (1900) ausführliches Material; sie wurde zu folgenden Untersuchungen vielfach benützt.

Stolc hielt Pelomyxen in vielen Ernährungs- und Hungerkulturen, um zu erfahren, was die Tiere fressen und welche Nahrungsstoffe in Glykogen umgesetzt werden. Wenn er Tiere kürzere oder längere Zeit gefüttert hatte, maß er die größten Glanzkörper, was er auch v o r jeder Fütterung tat. Als Maß benützte er die Kern-

größe. Waren z. B. die Durchmesser der größten Glanzkörper vor der Fütterung etwa $^3/_6$ des Kerndurchmessers, nach der Fütterung $^5/_6$, so schloß er, daß eine Bildung von Glykogen stattgefunden habe; war durch Hungern die Glanzkörpergröße von $^5/_6$ auf $^3/_6$ der Kerngröße gesunken, so stellte er einen Verbrauch an Glykogen fest. Diese Methode hat mehrere Mängel.

1. Es ist schwer, immer die größten Glanzkörper am lebendigen Tier zu finden, das Messen von mittleren Größen aber unexakt, weil die Größenunterschiede der Glanzkörper in einem Tier ganz gewaltige sind; ein Tier kann Glanzkörper von 2 bis etwa 25 μ haben.

2. Der Kern hat durchaus nicht immer die gleiche Größe. In Tieren, die lange gefüttert werden, kann er kleiner werden, in Hungertieren kann er wachsen.

3. Eine Zunahme von Glykogen braucht nicht an dem Wachstum der Glanzkörper zum Ausdruck zu kommen. Es kann auch Glykogen in das Plasma gelagert werden. Ferner kommt es darauf an, ob wenig oder viele Glanzkörper im Plasma sind, wieviel kleine, mittlere und große.

4. Stolc stellte fest, daß Tiere aus Hungerkulturen, welche letztere ganz kurz angesetzt waren, kleinere Glanzkörper hatten als vor dem Hungern; dies muß aber nicht sein, besonders nicht in der Zeit von einigen Stunden oder Tagen. Das Glykogen kann aus den Glanzkörpern schwinden, ohne daß diese kleiner werden (Fig. 9). Es muß also auch der Glykogengehalt der Glanzkörper berücksichtigt werden, nicht allein ihre Größe. Daher ist das Messen von Glanzkörpern allein nicht so sehr geeignet, wenn man Auskunft darüber will, ob und wieviel Glykogen durch irgendeinen Nahrungsstoff in einer gewissen Zeit gebildet wird. Wohl aber ist das Messen der Glanzkörper eines von mehreren Mitteln zur Lösung dieser Fragen. Vor allem ist es nötig, gefärbte Schnitte auf ihren Glykogengehalt zu prüfen, ungefärbte lebende Tiere geben kein sicheres Bild. Ferner müssen auch die Bakterien in Betracht gezogen werden, denn diese können ja den Glykogengehalt vermindern. Auch können Nahrungspartikel, welche vor der Fütterung im Plasma des Tieres waren, eine Glykogenvermehrung verursachen, daher müßte man darauf schauen, nur Tiere zur Untersuchung zu nehmen, welche möglichst wenig Nahrungspartikel in ihrem Plasma haben.

Trotzdem, glaube ich, sind die gewonnenen Resultate der Stolčschen Untersuchungen nicht anzuzweifeln. — Eine Glykogenbildung erfolgte nach Verabreichung von Cellulose, Fett, verschiedenen Stärkearten, nicht aber nach Eiweißfütterung.

Mir kam es bei meinen Untersuchungen nicht darauf an, auszuproben, welche Stoffe verdaut und zu Glykogen umgebildet würden. Zunächst wollte ich erfahren, ob eine Vermehrung der Glanzkörper eintrete, dann, wie eventuell neue Glanzkörper entstünden und auf welche Weise das Glykogen gespeichert werde. Durch Hungerkulturen suchte ich zu erforschen, wieweit die Glanzkörper zurückgehen könnten und wie ihr Verhalten dabei sei.

Zunächst wurden die gefangenen Tiere in die drei Klassen der grauen, gelben und eventuell weißen Tiere sortiert. Dann wurden die einzelnen Gruppen in Parallelkulturen gleichen Bedingungen ausgesetzt oder Tiere einer Gruppe wurden gleichzeitig unter verschiedenen Bedingungen gehalten. Mitunter wurde auch eine Anzahl der Tiere zur Kontrolle gleich fixiert. In Tabellen über die Kulturen wurden die einzelnen Befunde eingetragen. Aus der bunten Mannigfaltigkeit der Resultate soll nur das Hauptsächlichste berichtet werden. Zunächst sei ein Auszug aus den Tabellen über die Kulturen gegeben (siehe S. 290 u. 291).

Die Versuche der ersten Kulturreihe waren vielfach nur Versuche darüber, unter welchen Bedingungen die Tiere am besten gedeihen. Es wurden die verschiedensten Gläser probiert, allerlei Verschlüsse, allerlei Wasser usw. Versenkte ich die Gläser im Weiher, um möglichst natürliche Bedingungen zu schaffen, so mußte ich sie oben irgendwie verschließen. Dadurch litt immer der Austausch des Wassers und der Gase etwas. In der zweiten Kulturreihe, 1 Jahr später, benützte ich ausschließlich Reagenzgläser, die ich offen ließ und so in ein kleines Aquarium brachte, daß die Öffnung über dem Wasser stand. Das Wasser wurde je nach den Nahrungsstoffen verschieden häufig gewechselt. Aus den Tabellen geht hervor, daß nur die grauen Tiere sicher zur Glykogenspeicherung gebracht werden konnten.

Am liebsten fraßen sie Stärke. Brachte man ganz wenig Stärkekörnchen zu Schlamm, in welchem graue Tiere waren, so suchten sich diese nur die Stärkekörner heraus. Tiere, die vom 24. Juni bis zum 6. Juli gehungert hatten und dann mit Schlamm und Kartoffelstärke gefüttert wurden, wählten nur Stärkekörner und nahmen keine Schlammpartikel auf. Es findet also unter Umständen eine Auswahl der Nahrungsstoffe statt. Schon nach einigen Stunden (eine Kultur war z. B. 4 Stunden angesetzt) sind die Tiere mit Stärkekörnern ganz und gar erfüllt und sind dann mit dem

I. „Graue“ Tiere.

	I. Kulturreihe Filtrierpapierfütterung	II. Kulturreihe Kultur XI	II. Kulturreihe Kultur XII	II. Kulturreihe Kultur XXII
Datum des Beginnes:	6. Juni 1921	7. April 1922 (Parallelkulturen)	7. April 1922 (Parallelkulturen)	8. Juni 1922
Anzahl der Tiere:	12—15 (ohne Sortierung)	14	16	viele
Fütterung:	Filtrierpapierfasern und Schlamm	Kartoffelstärke und etwas Schlamm	Filtriertes Weiherwasser, ohne Nahrung, Hungerkultur	Filtriertes Weiherwasser, ohne Nahrung
Datum des Fixierens:	14. Juni 1921	10. April 1922	10. April 1922	19. Juni 1922
Befund im Leben:	Es sind jetzt 25 Tiere, darunter mehrere ganz kleine. Einige sind enorm gewachsen und haben sich ganz mit Filtrierpapier angefüllt. Sehr träge Bewegungen. Einige haben sehr wenig Papier aufgenommen.	Die Tiere sind ganz von Stärkekörnern erfüllt und infolgedessen ganz weiß und leicht im Schlamm zu finden. Schlammpartikel sind nicht aufgenommen. Zerfallserscheinungen.	Die Tiere kriechen an den Wänden umher; alle leben und sind ziemlich beweglich. Das Plasma ist recht hell geworden.	Die Tiere leben noch, sind langgestreckt und zeigen lebhafte Bewegung. Sie kriechen an den Glaswänden umher.
Befund auf Schnitten:	Die ganz großen Tiere sind voller Glykogen. Dieses liegt auch im Plasma, außerhalb der deformierten Glanzkörper. Die Kerne sind klein, ihre Struktur ist undeutlich.	Die Tiere sind ganz von Stärkekörnern erfüllt. Sehr viel Glykogen. Die Membranen der Glanzkörper stehen zum Teil weit ab. Die Kerne sind kleiner geworden und zeigen veränderte Struktur.	Die Glanzkörper sind ganz klein geworden und zeigen nur noch Spuren von Glykogen oder gar keines. Das Plasma ist stark alveolär, die Kerne sind größer als gewöhnlich bei grauen Tieren.	Die Glanzkörper geben entweder nur schwache Glykogenreaktion oder färben sich mit Eisenhämatoxylin schwarz. Glanzkörpergröße bis 19 μ. Die Kerne sind manchmal recht klein (5 μ), manchmal recht groß (15 μ).
(Abbildung:)	Fig. 28.	Fig. 26.	Fig. 8.	Fig. 9 u. 10

II. „Gelbe“ und „weiße“ Tiere.

	II. Kulturreihe Kultur IX	II. Kulturreihe Kultur XX	II. Kulturreihe Kultur XVI	II. Kulturreihe Kultur XVII
Datum des Beginnes:	31. März 1922	27. Mai 1922	17. Mai 1922	17. Mai 1922
Anzahl und Art der Tiere:	Viele gelbe Tiere	3 weiße Tiere	Mehrere weiße Tiere	8 weiße Tiere
Fütterung:	Schlamm u. Filtrierpapier	Etwas Schlamm aus dem Weiher	Kartoffelstärke u. Schlamm	Ohne Nahrung. Filtriertes Wasser
Datum des Fixierens:	12. April 1922	29. Mai 1922	18. Mai 1922	Untersucht am 18. Mai, nicht fixiert. Die Tiere haben noch enorm große Glanzkörper.
Befund im Leben:	Die Tiere kriechen zum Teil lebhaft an den Glaswänden in die Höhe. Eine Aufnahme von Papierfasern hat nur bei einigen wenigen Tieren stattgefunden.	Ein Tier ohne Kerne, ein anderes hat eine sehr dünne Cystenhülle gebildet und es ist zweifelhaft, ob es noch lebt; das dritte Tier ohne Glanzkörper.	Die Tiere nehmen keine Stärkekörner auf. Alle leben.	Untersucht am 19. Mai: es hat Plasmotomie stattgefunden; nun sind es 7 große Tiere und 11 ganz kleine. Noch immer enorm große Glanzkörper.
Befund auf Schnitten:	Der Glykogengehalt der Tiere ist ein sehr verschiedener. Manche zeigen nur Spuren von Glykogen, andere wenige, ganz kleine Glanzkörper. Die wenigsten haben größere Glanzkörper mit mehr Glykogen.	Ein Tier hat Glanzkörper mit feinkörnigem Glykogeninhalt, ein zweites Tier besitzt ziemlich viel Bakterien.	Keine Stärkekörner im Plasma. Einige Tiere ohne Glanzkörper, andere mit zurückgehenden Glanzkörpern, wieder andere haben große Glanzkörper. Einige Tiere haben Kern und Glanzkörper wie graue Tiere.	Untersucht am 20. Mai: keine Veränderung. Untersucht am 22. Mai: alle Tiere sind zugrunde gegangen und zerfallen, es ist keines mehr aufzufinden.
(Abbildung:)		Fig. 2	Fig. 6; Fig. 29—33	

bloßen Auge auch in größerer Entfernung in dem Grunde als weiße Pünktchen zu sehen.

Ein Sättigungsgrad für Stärke existiert ganz und gar nicht. Die Tiere überfressen sich dermaßen, daß sie bald nur noch schwache Pseudopodienbewegungen machen können. Schließlich kugeln sie sich ab und zeigen Degenerationserscheinungen; an manchen Stellen zerfällt das Plasma, einzelne tote Portionen lösen sich los und die Pseudopodien gewinnen eine andere Form. Die Freßgier geht also weit über die Grenzen des Wohlergehens hinaus. Läßt man Tiere längere Zeit in einer solchen „Stärkekultur“, dann sterben sie unfehlbar ab. Auf Schnitten durch Tiere, die Stärkekörner zu sich genommen haben, sieht man das Plasma mit großen und kleinen Stärkekörnern ganz angefüllt (Fig. 26).

Die Glanzkörper haben ganz unregelmäßige Formen bekommen und die allerwenigsten sind noch rundlich. Solche mit weit abstehenden Membranen sind nicht selten (Fig. 27 b). Das Glykogen erfüllt also nicht den ganzen Glanzkörper, obwohl doch das ganze Plasma mit Glykogen überfüllt ist. Vielleicht sind die Membranen erweitert worden, damit die Glanzkörper mehr Glykogen aufnehmen können. Es könnte aber auch der Anfang einer Auflösung der Membranen sein. Häufig ist nur ein Bruchteil des Glanzkörpers mit kompakter Glykogenmasse erfüllt, der übrige Teil nur mit einigen Glykogenflocken und -körnchen. Neben den Glanzkörpern liegen im Plasma meist große und kleine Glykogenschollen, manchmal auch um die Kerne. Merkwürdigerweise liegt stets eine große Glykogenmenge um die Stärkekörner und mitunter färbt sich ein schmaler Rand der Stärkekörner genau so rot wie Glykogen (Fig. 26). Es ist außer Zweifel: das Glykogen wird gleich an Ort und Stelle um die Stärkekörner gebildet. Nicht selten erfüllen enorm große, unregelmäßige Glanzkörper ohne Membranen das ganze Plasma und dann sind scharfe Grenzen gegen die Glykogenmassen des Plasmas kaum zu sehen. (Vielleicht ist hier die Glanzkörpermembran aufgelöst worden, damit der Glanzkörper weiteres Glykogen aufnehmen kann.) Schnitte von Tieren, die nur einige Stunden gefüttert worden waren, zeigen wenig Glykogen im Plasma, aber vergrößerte Glanzkörper und oft abstehende Glanzkörpermembranen. Die Glanzkörper erreichen nach Fütterung eine Größe, die weit über das normale Maß geht (bei Fig. 26 wurde 35 μ gemessen).

Aus alledem folgt, daß die Glanzkörper durch starke Fütterung ganz rapid an Größe zunehmen. Dies kann nur durch Erweiterung oder Auflösung und Neubildung der Membranen geschehen. Möglicher-

weise liegt dort, wo weit abstehende Membranen zu sehen sind, ein Wachstum dieser Hüllen vor. Bei langsamem Wachstum der Glanzkörper erfolgt die Glykogenaufspeicherung vielleicht gleichmäßig in schalenförmigen Zonen, bei schnellem Wachstum ist jedenfalls die gleichförmige, regelmäßige Ablagerung unmöglich. Bei rapider Glykogenvermehrung reichen die Glanzkörper nicht mehr aus und ein großer Teil des Glykogens wird im Plasma selbst gespeichert. Da bei langsamer Glykogenbildung seltener Glykogen im Plasma angetroffen wird, findet vielleicht in der Regel seine Bildung erst im bzw. am Glanzkörper statt.

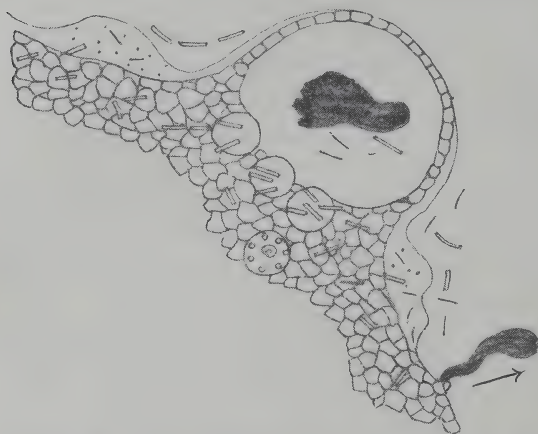
Fast ebenso gern fressen die Pelomyxen das Filtrierpapier oder reine Watte, also Cellulose. Doch konnte ich etliche Male graue Tiere zur Aufnahme von feinen Filtrierpapierfasern und Watte nicht bewegen. Legt man ein Stück Filtrierpapier in Wasser, in welchem sich Pelomyxen befinden, so wird man gewöhnlich bald viele Pelomyxen an dem Papier sitzen sehen. Läßt man das Papier längere Zeit im Schlamm, dann findet man viele Tiere, die sich total mit Papierfasern überfressen haben und zugrunde gegangen sind. Auch hier muß wieder hervorgehoben werden, daß das Tier keine Sättigung kennt. Wie das ganze Plasma in fabelhafter Weise von Fasern erfüllt und durchzogen sein kann, demonstriert die Fig. 28. Die Amöbe schwillt enorm auf und erreicht eine sonst unerreichte Größe. Die Bewegungen werden aber so träge, daß man minutenlang warten muß, bis man irgendeine Bewegung feststellen kann. Eine ungeheure Glykogenmasse entspricht dieser Nahrungsaufnahme. Fig. 28 gibt davon eine Vorstellung. Das Tier ist geradezu eine chemische Fabrik für Glykogenbildung geworden und besteht zum allergrößten Teil aus Glykogen. Die Kerne sind ganz klein geworden und ohne die typische Struktur der Kerne grauer Tiere. Auch das Plasma ist mit Glykogen erfüllt und jedenfalls hat auch eine Vermehrung der Glanzkörper stattgefunden. Vergleicht man Fig. 28 mit der Fig. 27a, so bekommt man eine Vorstellung davon, wie außerordentlich verschieden der Glykogengehalt der Pelomyxen sein kann. Das Tier, von dem Fig. 27a stammt, hungerte 11 Tage, das Tier, von dem der Schnitt der Fig. 27b stammt, wurde 3 Tage im Schlamm gehalten und 1 Tag mit gekochten Kartoffeln gefüttert. Das Tier der Fig. 28 war 8 Tage mit Filtrierpapier und Schlamm gefüttert worden. Auch nach 14tägiger und längerer Fütterung mit Papier lebten derartige Tiere noch weiter und waren noch größer geworden.

Die Aufnahme von Papierfasern und Stärkekörnern erfolgt ohne Nahrungsvakuolen. Daß manchmal auch Vakuolen aufgenommene

Stoffe umschließen, illustriert Textfig. E. Dort ist auch eine Defäkation zu sehen. (Kontraktile Vakuolen besitzt *Pelomyxa* nicht.)

Füttert man gelbe Tiere mit Stärkekörnern oder Filtrierpapier, so sieht man ein derartiges Anwachsen der Glykogenmenge nicht. Es ist überhaupt höchst zweifelhaft, ob diese Tiere Glykogen bilden können. Auch nach 12tägiger Filtrierpapierfütterung (siehe Tab. 2) findet man noch Tiere, die keine Spur von Glykogen haben.

Am merkwürdigsten aber verhalten sich die mit Stärke gefütterten weißen Tiere. Wie aus der Tabelle hervorgeht, haben sie nach 1tägiger Stärkefütterung kein einziges Stärkekorn in ihrem Plasma, auch wenn sie überhaupt keine Glanzkörper und kein Glykogen besitzen. Umgekehrt haben weiße Tiere mit großen Glanzkörpern noch solche bei dreitägigem Hungern. Die Glanzkörper lösen sich auf trotz Stärkefütterung. Bei den weißen Tieren ist also der Glykogengehalt und die Glanzkörpergröße ganz unabhängig von der Ernährung. (Auch bei grauen Tieren fand ich manchmal, daß der Glykogengehalt in keinem Verhältnis zur Ernährung stand.)



Textfig. E. Rand eines gepreßten Tieres nach dem Leben. Nahrungsvakuole. Defäkation. Bakterien in der Vakuole und im umgebenden Wasser. Ohne Zeichenprisma gezeichnet.

Aus diesen Befunden läßt sich folgendes schließen: Gewöhnlich hängt der Glykogengehalt der Pelomyxen von der Ernährung ab. Doch ist die Ernährung nicht allein ausschlaggebend. Ausschlaggebend ist eine bestimmte Entwicklungsrichtung der Tiere. Innere Faktoren bestimmen oft ganz unabhängig von äußeren, ob in der Zelle Glykogen gespeichert werden soll oder nicht. Die grauen Tiere scheinen Stadien mit überwiegend trophischen Funktionen zu sein.

Die Tiere, die ohne Nahrung gehalten werden, zeigen ebenfalls ein mannigfaltiges Verhalten. Aus der Tab. I, Kultur 12 (S. 290) ist ersichtlich, daß schon nach 3 Hungertagen ein ganz gewaltiger Glykogenverbrauch stattgefunden haben kann (Fig. 8). In zwei anderen

Kulturen zeigte sich nach 2tägiger Schlammfütterung der einen Kultur und 2tägigem Hungern der anderen kein wesentlicher Unterschied der Glanzkörpergröße und des Glykogengehaltes. Noch nach 8 Tagen können die Glanzkörper recht groß sein, wenn sie sich dann auch nur noch mit Karmin ganz schwach rot färben. Selbst nach 14tägigem Hungern leben gewöhnlich die Tiere noch und zeigen keine Spur von Degenerationserscheinungen. Bakterien, die dabei eventuell als Nahrung dienen, können nicht in Rechnung gezogen werden. Geben die Glanzkörper keine Glykogenreaktion mehr, so sind sie gewöhnlich recht klein (Fig. 8). Mitunter aber ist ihre Größe, auch wenn sie sich mit Eisenhämatoxylin ganz schwarz färben, noch ganz enorm. Die Schwarzfärbung beginnt in der Rindenzone (Fig. 9).

Nie konnte festgestellt werden, daß alle Glanzkörper infolge Hungers ganz schwanden, wenn sie auch zu ganz kleinen schwarzen Körperchen werden konnten, die in geringer Zahl im Plasma lagen.

In sehr vielen Fällen vergrößerten sich die Kerne der Hungertiere ganz erheblich, von 8 auf 15 μ in Fig. 10. Auch die Nucleolen an der Kernmembran konnten außerordentlich wachsen (Fig. 16, 17). Bestimmte, gesetzmäßige Zusammenhänge waren aber nicht zu entdecken, wenn auch zweifellos solche existieren.

Die Entstehung der Glanzkörper.

Fast alle früheren Beobachter machten sich Gedanken über den Ursprung der Glanzkörper. Manche veröffentlichten ganz bestimmte Angaben, ohne sie aber durch einen umfangreichen, lückenlosen Beweis sicherzustellen. Es sollen nun die einzelnen Ansichten und Behauptungen und einige neue Möglichkeiten der Reihe nach durchgeprüft werden. Als Prüfstein kann nur das ganze morphologische Verhalten der Glanzkörper gelten.

1. In einer Doktordissertation sprach Schirch die Ansicht aus, daß die Glanzkörper wohl nicht direkt durch Umbildung der Kerne entstünden; doch würde wahrscheinlicherweise das Kernchromatin bei der Glykogenbildung eine Hauptrolle spielen. Er stützte sich dabei einmal auf die Tatsache, daß sich das Glykogen im Plasma häufig um die Kerne ansammelt, dann auf eine Arbeit von Margarete Zuelzer über *Difflugia urceolata*, in der beschrieben wird, wie in den Maschen des Chromidialnetzes Kugeln einer glykogenartigen Substanz entstehen. Die *Pelomyxa* aber hat kein Chromidialnetz. Schirch denkt jedoch an die Möglichkeit, daß vom Kern irgend-

welche Stoffe austreten könnten, die sich in dessen Nähe, vielleicht unter Mitwirkung des Plasmas, als Glykogen niederzuschlagen vermöchten. Nun aber entsteht das Glykogen meist in den Glanzkörpern und nicht um die Kerne. Die Glanzkörper haben aber eine so konstante, bestimmte Form, daß ihre Entstehung durch einen einfachen Ausscheidungsvorgang von flüssigen Stoffen aus dem Kern nicht erklärt werden kann. Ihre Membran, ihr Fortbestehen auch dann, wenn sie kein Glykogen mehr haben, u. a. m. zeigen, daß sie fast „Organelle" der Zelle sind. Das Glykogen als ein unmittelbares Ausscheidungsprodukt der Kerne zu betrachten, ist nicht berechtigt. Die Ernährungsversuche zeigen, daß es direkt im Plasma um die Stärkekörner entstehen kann.

2. Stolč, der die Glykogennatur des Glanzkörperinhaltes nachgewiesen hat, glaubte, daß die Bildung der Glanzkörper ganz unabhängig von den Kernen erfolge. Durch seine chemischen Untersuchungen kam er zu dem Schlusse, es müsse im Plasma jedenfalls zuerst eine Membran aus einem schwerlöslichen Kohlehydrat entstehen, und in dem entstehenden Hohlraum speichere dann die Zelle ihr gebildetes Glykogen auf. Diese Ansicht trägt den morphologischen Tatsachen insofern Rechnung, als sie eine gesonderte Bildung einer Membran annimmt. Das Glykogen braucht nicht unbedingt Bestandteil der Glanzkörper zu sein, und wenn die Bakterien den Glanzkörperinhalt aufzehren, bleibt nur eine Membran übrig (Fig. 22c). Aber neugebildete Membranen können im Plasma nie gesehen werden. Es müßte doch z. B. angenommen werden, daß viele neue entstünden, wenn durch starke Ernährung viel Glykogen gebildet wird.

Da die Glanzkörper von 2 – 50 μ im Durchmesser wachsen können, müßte man sich fragen, wie die Vergrößerung der Membranen stattfinde. Würden die Kohlehydratblasen in einer feststehenden Größe gebildet, so könnte es sich nur um eine passive Dehnung handeln. Nun sind aber die Membranen großer Glanzkörper oft dicker als die von kleinen und eine passive Dehnung in einem solchen Maße ist schwer zu begreifen. Man könnte aber auch denken, daß das die Glanzkörper umgebende Plasma durch Einschiebung weiterer Substanz die Membranen vergrößern könnte. Es wäre aber schwer verständlich, warum das Plasma eine hohle Blase in einer bestimmten Größe bilde, ehe ein Inhalt dafür vorhanden sei. Weiter müßte man sich fragen, wie das Glykogen in eine Blase komme, die allseitig von einer leblosen Kohlehydratmembran umschlossen sei. Es müßten Durchlaßstellen vorhanden sein, die auch den Kontakt zwischen den Glanzkörpern und dem Plasma garantierten.

3. Andererseits ist die Stolč'sche Ansicht, wenn man sie nach dieser oder jener Richtung abändert, in mancher Beziehung leicht verständlich. Es könnten z. B. auch zuerst Glykogenschollen im Plasma entstehen, wie dies tatsächlich sehr oft geschieht, besonders bei Tieren, die reichlich gefüttert werden, und diese Schollen könnten sich dann auf ihrer Außenseite in ein schwerer lösliches Kohlehydrat, als es Glykogen ist, umwandeln. Glykogenbrocken im Plasma müssen, wenn sie aufgespart bleiben sollen, gegen Auflösung geschützt werden und eine Membranbildung um derartige Schollen wäre sehr begreiflich. Der Vorgang der Membranbildung wäre dann einfach der, daß die äußere Glykogenschicht in ein anderes schwerer lösliches Kohlehydrat umgewandelt würde. Sollte dann der Glanzkörper vergrößert werden, so würde einfach diese Membran wieder in Glykogen zurückverwandelt werden und das neue Glykogen würde sich darauf schalenförmig um den alten Glanzkörper legen. Danach würde wieder eine neue Membran gebildet. Auf diese Weise wäre auch die Tatsache erklärt, daß sich oft ein Zentrum von einer Rindenzone unterscheiden läßt. Beim Verbrauch des Glykogens könnte jeweils die Membran an einzelnen Stellen in Glykogen zurückverwandelt oder aufgelöst werden. Aber diese abgeänderte Stolč'sche Ansicht hat ihre Schwierigkeiten bei Berücksichtigung mehrerer morphologischer Tatsachen. Die Membran kann z. B. oft weit abstehen und zwar besonders häufig nach starker Fütterung. Sie muß also in gewisser Hinsicht selbständig sein. Allerdings sieht man nach starker Fütterung der Tiere auch wieder Glanzkörper, welche ohne Membran sind und an die sich weiteres Glykogen in Flocken und Körnchen anlegt, wie es schon oben geschildert wurde. Ein überzeugender Nachweis für die Richtigkeit dieser Ansicht ist vorerst nicht zu führen, wenn auch die Resultate der Fütterungsversuche darauf hinweisen.

4. Im Anschluß an diese Ansicht sei an eine andere Möglichkeit gedacht. Nicht selten findet man Glanzkörper, deren Membranen kaum oder gar nicht vom umgebenden Plasma unterschieden werden können; besonders tritt dies auffällig bei entsprechender Färbung hervor (Fig. 7). Man gewinnt den Eindruck, daß die Glanzkörper nichts anderes als große Alveolen des Plasmas seien, in die Glykogen gespeichert wurde (vgl. auch Fig. 38 u. 40!). Dazu würde stimmen, daß sich Glykogentröpfchen häufig an Plasmaalveolen anlegen und daß die Glanzkörper wie die Plasmaalveolen alle Größen haben können. Die Grundsubstanz der Glanzkörper würde in diesem Falle das Plasma abgeben. Aber mit der Membranbildung und dem übrigen morphologischen Verhalten der Glanzkörper hätte es Schwierigkeiten.

Man könnte allerdings weiter annehmen, daß eine Verdickung der Alveolenwände eintrete, sobald das Glykogen diese Alveolen erfülle. Nicht selten fand ich in weißen Tieren, die keine Glanzkörper mehr hatten, Alveolen, deren Wände sich ganz oder zum Teil mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz färbten (Fig. 5 d). Wäre die Membran gebildet, dann könnte sich der Glanzkörper als selbständiges Gebilde aus dem übrigen Alveolenverbande lösen. Auch die Auflösung der Glanzkörper in den weißen Tieren, bei der schließlich nur noch Vakuolen an der Stelle der Glanzkörper zu sehen sind, würde diese Annahme befürworten. Ein inniger Kontakt zwischen Plasma und Glanzkörper wäre garantiert. Zur Stütze dieser Ansicht läßt sich aber außer den angeführten Argumenten nichts anführen; insbesondere konnte nie beobachtet werden, daß in Alveolen des Plasmas Glykogen abgelagert worden wäre, wenn auch im Plasma unzählige Glykogenkörnchen lagen. Immerhin ist die Annahme eine der wenigen Möglichkeiten, die den morphologischen Tatsachen einigermaßen Rechnung tragen.

5. Goldschmidt vertrat die Ansicht, die Glanzkörper seien umgewandelte Kerne. In der Tat zeigen sie im äußeren Habitus beim lebendigen, ungefärbten Tier große Ähnlichkeit mit den Kernen. Sie haben oft ungefähr ihre Größe, sie sind auch rund und besitzen eine Membran, und wie die Zelle viele Kerne besitzt, so besitzt sie auch viele Glanzkörper. Die Goldschmidt'sche Ansicht ist etwa die: Der Kern beginnt einzelne Chromatinbröckchen an das Plasma abzugeben; diese findet man sehr häufig im Plasma in der Umgegend des Kernes und an seiner Membran. Gleichzeitig wächst der kugelige Plastinteil des Caryosoms mehr und mehr heran, bis er die ganze Kernmembran erfüllt. Der chromatische Teil des Caryosoms verläßt das Kernzentrum und wandert als ein unregelmäßiger Brocken an die Kernmembran, durchbricht diese und wird dann außerhalb des Kernes in seiner Nähe angetroffen (Textfig. A). Das Plastin aber bildet eine große, hyaline, stark lichtbrechende Kugel; der Glanzkörper ist fertig. Er besteht aus Plastin und an seiner Membran hängen die von ihm selbst stammenden Chromatinkörnchen. Diese können auch ins Plasma wandern und sind „Chromidien". — Die Stolč'sche Arbeit hat Goldschmidt bei Abfassung dieser Mitteilungen offenbar nicht gekannt.

Daß Kernveränderungen, ähnlich wie sie Goldschmidt beschreibt, stattfinden können, wurde oben in dem Kapitel über die Morphologie der Kerne dargelegt (Fig. 19 a—c). Diese Veränderungen wurden aber als solche erkannt, die durch die Bakterien hervorgerufen

werden. Daß auch chromatische Brocken von diesen Kernen in das Plasma gelangen können, zeigen die Fig. 20 u. 21 zur Genüge. Aber was Goldschmidt für Chromatinbrocken hält, die an den Kernmembranen bzw. den Glanzkörpermembranen hängen sollten, sind zum Teil sich mit Eisenhämatoxylin färbende Bakterien, zum Teil Falten der Glanzkörpermembran. Daß sich auch viele andere Dinge im Plasma der *Pelomyxa* wie Kernchromatin färben, wurde oben wiederholt gezeigt. Man kann also nicht ohne weiteres von Chromidien im Plasma reden.

Nun könnte man annehmen, daß die in Frage stehenden Kernveränderungen zwar durch die Bakterien bewirkt würden, daß aber der Endeffekt doch der wäre, daß die Kerne in Glanzkörper umgewandelt würden. Fig. 20a zeigt auch, wie sich eine kugelige Masse des Kernes, die sich mit Eisenhämatoxylin nicht, aber ziemlich stark rot mit Best'schem Karmin färbt, allmählich vergrößert. Wären keine Chromatinbrocken in einem solchen Kerne mehr vorhanden, so könnte man derartige Kerne in der Tat für Glanzkörper halten, die wenig Glykogen haben. Doch diese Kernmasse, welche sich am Anfang der Kernveränderungen ausdehnt, schrumpft schließlich wieder zusammen, verläßt das Zentrum und legt sich an eine Seite der Kernmembran an (Fig. 19b), wo sie schließlich ganz verschwindet. Bleibt sie aber in der Mitte des Kernes, so nimmt ihre Menge trotzdem mit der fortschreitenden Zerstörung des Kernes immer mehr ab (Fig. 20b). Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die schließlich allein zurückbleibende Kernmembran (Fig. 19c) zusammengefaltet wird und zugrunde geht. Allerdings könnte man nun sagen, in die leere Kernmembran werde das Glykogen gelagert und man findet auch häufig Glanzkörper, die zum größten Teil leere Membranen sind und nur an irgendeiner Stelle etwas Glykogen haben (Fig. 19d). Dies könnten „Übergangsstadien" zwischen Kernen und Glanzkörpern sein. Doch oben wurde bewiesen, daß Glanzkörper ihr Glykogen durch die Bakterien verlieren können; derartige Bilder können aber auch durch Lösungserscheinungen oder Erweiterung der Glanzkörpermembranen zustande kommen.

Kerne, die durch Bakterien ihres Inhaltes beraubt sind, haben sicher keine Lebenskraft mehr, so daß sie zu Glanzkörpern werden könnten. Wären die zerstörten Kerne der Ursprung der Glanzkörper, so müßte man bei den gelben Tieren durch starke Fütterung eine rasche Vermehrung der Glanzkörper und des Glykogens erzielen können; denn bei diesen Tieren kommen allein die

zerstörten Kerne vor. Aber oben wurde gezeigt, daß auch nach tagelangem Füttern bei diesen Tieren keine Zunahme an Glykogen und Glanzkörpern festzustellen ist. Sie sind wahrscheinlich überhaupt zur Glykogenbildung unfähig.

Damit wird aber der GOLDSCHMIDT'schen Behauptung jeder Boden entzogen. Es wäre auch sonderbar, wenn auf so merkwürdige Weise derart lebenswichtige „Organelle", wie es die Glanzkörper für die *Pelomyxa* sind, entstünden. Ein Vorkommen von Glykogen in Kernen wurde nur in Krankheitsfällen bei Säugetieren und dem Menschen festgestellt. Auch bei *Pelomyxa* mag derartiges vorkommen, doch ist es nicht die Regel (vgl. Fig. 37!).

6. Der Entdecker des Tieres, GREEFF, hat auch eine Ansicht über die Entstehung der Glanzkörper ausgesprochen. In den Kernen sollten kleine Kugeln entstehen, im Centrum jeder dieser Kugeln sollte eine Blase auftauchen, durch ihr Wachstum auch die Kugel vergrößern. Die Kugeln sollten durch Sprengen der Kernmembran als Glanzkörper ins Plasma gelangen. Als Zoosporen sollten sie dort die Fortpflanzung besorgen. Die Behauptung, die Glanzkörper seien Zoosporen, ist ja gänzlich erledigt; nicht so ist es aber mit der Behauptung, daß die Glanzkörper als kleine Kügelchen in den Kernen ihren Ursprung hätten. Es wurde oben wiederholt beschrieben, wie der Kerninhalt zu chromatischen Kügelchen werden kann. Ab und zu liegt auch ein Kügelchen im Plasma, durch irgendeinen Zufall dort hingelangt, oder die Kernmembran ist an einer Stelle zerrissen und der ganze Haufen Kügelchen liegt in dem Riß, zum Teil im Plasma. Es können auch einzelne Kügelchen zerstreut im Plasma liegen oder ein runder Haufen Kügelchen ohne Kernmembran ist dort anzutreffen. GREEFF hat also richtig beobachtet: Im Kern können Kügelchen entstehen und diese können unter Umständen ins Plasma gelangen. Auch bei der Zerstörung des Kernes durch die Bakterien gelangen chromatische Brocken des Kernes in das Plasma (Fig. 20 u. 21). Betrachten wir die Fig. 20, so sehen wir im Kern Kügelchen in allen Größen von Eisenhämatoxylin blaßgrau gefärbt, und derartige Kügelchen liegen auch im Plasma zerstreut. Dazwischen liegen Glanzkörper, welche, wenn sie kein Glykogen mehr haben, den Kügelchen ganz und gar ähnlich werden (vgl. auch Fig. 24a!).

Dazu kommt eine dritte Tatsache. Im Kern färben sich hin und wieder gewisse Körnchen und Kügelchen genau wie das Glykogen. Besonders tingieren sich die Nucleolen an der Innenseite der Kernmembran oft rötlich, selten intensiv rot (Fig. 37). Ebenso klein

wie diese Nucleolen und von gleichem Aussehen können auch Glanzkörper sein. Kommen derartige Nucleolen durch irgendeinen Zufall ins Plasma, so gleichen sie in hohem Maße kleinen Glanzkörpern.

Nun können sich ja auch die Glanzkörper unter Umständen mit Eisenhämatoxylin so schwarz wie die chromatischen Bröckchen des Kernes färben, und treten letztere ins Plasma, so besteht keine Möglichkeit, sie von kleinen schwarzen Glanzkörpern zu unterscheiden (Fig. 16, 17, 21). Chromatische Kügelchen des Kernes lassen mitunter auch ein Centrum erkennen, genau wie es manchmal bei Glanzkörpern der Fall ist. So verwischt sich tatsächlich die Unterscheidungsgrenze zwischen Glanzkörpern und Bestandteilen des Kernes oft ganz und gar. Man kann die Zugehörigkeit der gesehenen Gebilde dann nur aus der Lage und anderen Veränderungen der Zelle erkennen. Beiderlei Gebilde können sich mit Best'schem Karmin oder mit Eisenhämatoxylin färben, beide können die gleiche Größe und das gleiche Aussehen bekommen. So könnte man eine Reihe von Glanzkörpern zusammenstellen, die bei ganz großen, sich gleichmäßig rot färbenden Körpern begänne und bei ganz kleinen Glanzkörpern aufhörte, die sich total mit Eisenhämatoxylin schwarz färbten. Umgekehrt könnte man auch eine ähnliche Reihe für die Nucleolen des Kernes zusammenstellen.

Ein weiterer Punkt kommt hinzu. Oben wurde festgestellt, daß sich manchmal Glykogen um den Kern sammelt. Glykogen und Kerne scheinen also Wechselbeziehungen zueinander zu haben. Es wäre möglich, daß sich Glykogen an Kernsubstanzen, wie sie die chromatischen Kügelchen sind, „binden" könnte. Die Tatsache, daß die Glanzkörper beim Hungern der Tiere ihr Glykogen verlieren und durch Eisenhämatoxylinfärbung selbst schwarz werden, scheint dem recht zu geben. Die schwarzen Glanzkörper könnten aus chromatischen Substanzen bestehen, die mit Best'schem Karmin rot werden, wenn sie Glykogen „gebunden" hätten.

Diese Hypothese scheint also allen Befunden und Beobachtungen genügend Rechnung zu tragen. Aber sie bereitet dem Verständnis die größten Schwierigkeiten. Mit dem Wachsen der Glanzkörper müßte auch die Menge der chromatischen Grundsubstanz zunehmen, und zwar müßte, der Entstehung entsprechend, zuerst der chromatische Teil des Glanzkörpers wachsen, ehe weiteres Glykogen gebunden werden könnte. Davon wurde aber nie etwas gesehen. Wenn ein Glanzkörper größer wird, wächst höchstens nur die Membran.

Die mikrochemische Analyse von Stolč stellte fest, daß der Inhalt der Glanzkörper Glykogen und n u r Glykogen ist. Dieses

kann nach Stolč durch Wasser aus der Membran vollständig herausgelöst werden, ohne daß eine Restsubstanz übrig bleibt. Eine Umwandlung des Stickstoff und Phosphor enthaltenden Kernstoffes in Kohlehydrat ist unverständlich. Man könnte höchstens an eine molekulare Bindung des Glykogens an Kernsubstanzen denken, wie es z. B. bei Glykoproteiden der Fall ist. In diesem Falle wäre aber die chemische Reaktion eine andere als bei Glykogen selbst. — Auf alle Fälle müßte die Annahme, daß die Glanzkörper umgewandelte Kernkörperchen seien, durch mikrochemische Analysen gestützt sein, wenn sie irgendeine Beweiskraft haben sollte.

Zurzeit kann eine Entscheidung nicht gefällt werden. Es muß zuvor der ganze Entwicklungsgang der Pelomyxa bekannt sein. Am einfachsten und am leichtesten verständlich ist die Annahme 3. Alles spricht dafür, daß bei der generativen Fortpflanzung die Glanzkörper ganz aufgelöst werden. In den jungen, vielleicht nur einkernigen Tieren muß man jedenfalls die Glanzkörperbildung einwandfrei verfolgen können. Bei Tieren mit vielen Kernen und vielen Glanzkörpern ist man immer auf ein Kombinieren mit mehr oder weniger Beweiskraft angewiesen, stets liegt eine Fülle von einzelnen Bildern gleichzeitig vor. Eine Vermehrung der Glanzkörper muß allerdings auch hier erfolgen, denn man sieht ganz kleine Tiere mit nur wenig Glanzkörpern und recht große mit vielen Hunderten und Tausenden; eine Zweiteilung aber ist unwahrscheinlich.

Zusammenfassung.

A.

1. In *Pelomyxa palustris* tritt als Stoffwechselprodukt tierische Stärke in großer Menge auf.

2. Dieses wird gewöhnlich in den Glanzkörpern aufgespeichert, meistens rundlichen Gebilden in wechselnder Größe mit einer glatten oder gefältelten Membran, die zu vielen Tausenden im Plasma liegen können. Durch langes Hungern der Tiere können die Glanzkörper ihr Glykogen verlieren, ohne daß sie dabei selbst völlig aus dem Plasma verschwinden. Ihr Inhalt färbt sich dann mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz. Es ist unbekannt, welcher Art dieser Stoff ist; vielleicht ist er ein Umwandlungsprodukt des Glykogens. Doch hat die Annahme, daß er eine plasmatische Grundsubstanz sei, auch einiges für sich.

3. Die Glanzkörper wachsen bei reichlicher Nahrungsaufnahme und gehen in ihrer Größe gewöhnlich zurück, wenn die Tiere hungern. Auch ihre Menge kann zu- und abnehmen.

4. Bei reichlicher Nahrungsaufnahme tritt auch im Plasma Glykogen in Form von Bröckchen und Schollen in großer Menge auf.

5. Über die Art der Entstehung der Glanzkörper kann nichts Endgültiges gesagt werden. Sicher ist nur, daß sie keine umgewandelten Kerne sind. Vielleicht ist ihre Membran nur ein Umwandlungsprodukt des Glykogens an der Oberfläche der Körper.

B.

1. In der *Pelomyxa* kommen konstant zwei Arten stäbchenförmiger Bakterien vor.

2. Besonders die größere Art ist dem Tiere außerordentlich schädlich. Sie nährt sich von dem Glykogen und zerstört auch die Kerne.

C.

1. Die allein beobachtete Vermehrung des Tieres ist die vegetative durch Teilung.

2. *Pelomyxa palustris* kann sich auch encystieren. Sie scheidet eine 2—3fache Hülle ab, das Plasma im Innern wird kompakt und nimmt einen kleineren Raum als vorher ein. Es zerschnürt sich in einzelne Portionen und stößt Bakterien und Glanzkörper in die entstehenden Zwischenräume.

3. Mitunter reduzieren die Tiere ihre Tausenden von Kernen auf einige wenige, und diese sind dann ungewöhnlich groß und haben eine andere Struktur als die gewöhnlichen Kerne.

4. Die Kernreduktion erfolgt wahrscheinlich durch Verschmelzung der Kerne.

5. Zusammen mit der Kernreduktion ist eine Auflösung der Glanzkörper zu beobachten.

6. Wahrscheinlich leitet die Kernreduktion die generative Fortpflanzung ein.

Nachwort.

Die Arbeit wurde unter Leitung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Geheimrat Prof. Richard v. Hertwig angefertigt. Große Unterstützung, besonders in der Bakterienfrage und den Kernverhältnissen erfuhr ich von meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Buchner in München. Des weiteren wurde ich untersützt von

meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. v. FRISCH, jetzt in Rostock, von den Herren Privatdozenten Dr. NACHTSHEIM und Dr. KÖHLER. Die bakteriellen Kulturversuche wurden im Botanischen Institut der Universität München unter Leitung des Herrn Prof. BURGEFF zusammen mit seinem Assistenten, Herrn Dr. SCHWARTZ, vorgenommen.

Literaturverzeichnis.

1874 GREEFF, R.: Pelomyxa palustris, ein amöbenartiger Organismus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 10.

1879 KOROTNEFF, A.: Etudes sur les Rhizopodes. Arch. de zool. expér. et gén. Vol. 8.

1879 LEYDY: Fresh-water Rhizopods of North-America. U. St. Geolog Survey of the Territories Vol. 12.

1883 GRUBER, A.: Über Kernteilungsvorgänge bei einigen Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Mikr.

1888 MEISSNER, M.: Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46.

1888 GULLIVER, G.: Note on the minute structur of Pelomyxa palustris. Journ. R. Micr. Soc. London.

1893 GOULD, L. J.: Notes on the minute structur of Pelomyxa palustris. A. Journ. of Micr. Vol. 36.

1893 BOURNE, A. G.: On Pelomyxa n. sp. Journ. Micr. Soc. Vol. 32 1893.

1894 ISRAEL, O.: Über eigenartige Kontraktionserscheinungen bei Pelomyxa palustris. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44.

1894 HARTOGS, M. u. DIXON, A. E.: On the Digestive Ferments of a large Protozoon. Rep. 63, Met. Brit. Ars Adv. Sc. 1894.

1894 BLOCHMANN, F.: Kleine Mitteilungen über Protozoen. Biol. Zentralb. Bd. 14.

1900 STOLČ, A.: Beobachtungen und Versuche über die Verdauung und Bildung von Kohlehydraten in einem amöbenartigen Organismus, Pelomyxa palustris. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 68.

1900 WILSON, H. N.: Notes on a Species of Pelomyxa. Amer. Natural. Vol. 34 1900.

1900 PÉNARD, E.: Les Rhizopodes de la faune profonde dans le lac Leman. Revue Suisse Zool. II T. 7.

1902 —: Faune rhizopodique du basin du Leman.

1905 GOLDSCHMIDT: Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 5.

1905 VELEY, L. J.: A further Contribution to the Stuty of Pelomyxa palustris. Journ. Sim. Soc. London Vol. 29.

1907 BOTT: Über die Fortpflanzung von Pelomyxa palustris. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.

1910 TONNIGES, C.: Die Fortpflanzung von Pelomyxa palustris. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Naturw. Marburg 1910.

1911 PÉNARD: Notes complementaires sur les Rhizopodes du Leman. Revue Suisse Zool. 7 T. 9.

1913 SCHMIDT, H.: Faunistische und entwicklungsgeschichtliche Studien an Sarcodinen der Umgegend von Bonn. Arch. f. Protistenk. Bd. 29.

1914 Schirch, P.: Beiträge zur Kenntnis des Lebenszyklus von Arcella vulgaris und Pelomyxa palustris. Inaug.-Diss. in Straßburg 1914.

Zuelzer, Margarete: Beiträge zur Kenntnis von Difflugia urceolata. Arch. f. Protistenk. Bd. 4.

Hertwig, R.: Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abhandl. bayr. Akad. 1898.

—: Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni. Jena 1904.

Buchner: Praktikum der Zellenlehre. 1915.

—: Tier und Pflanze. 1921.

Doflein, F.: Lehrbuch der Protozoenkunde. 4. Aufl. Jena 1916.

Lang, A.: Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. Jena 1912.

Askanazy u. Hübschmann: Über Glykogenschwellung und Leberzellennekrose. Zentralbl. f. allg. Pathol. 1907.

Karamitsas: Über das Vorkommen von Glykogen in den Kernen der Leberzellen. Virchow's Arch. Bd. 194 1908.

Süssengluth: Über das Kernglykogen in den Nierenepithelien. Zentralbl. f. allg. Pathol. Bd. 20 1909.

Klestadt: Beiträge zur Kenntnis des Kernglykogens. Frankf. Zeitschr. f. Pathol. Bd. 4.

Rosenberg: Histologisches über das Leberglykogen. Ziegler's Beitr. Bd. 49 1910.

Tafelerklärung.

Tafel 10.

Fig. 1. Teil eines Schnittes durch ein weißes Tier. Ausstoßung chromatischer Substanzen aus dem Kern. Auflösung der Glanzkörper. Hom. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8. Mit Zeichenprismen gez.

Fig. 2. Teil eines Schnittes durch ein weißes Tier. Kerngröße etwa 20 μ, Glanzkörpergröße bis ungefähr 45 μ in der längsten Ausdehnung. Wenig Bakterien. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 3. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 3. Teil eines Schnittes durch ein weißes Tier. Keine Glanzkörper. Bakterien ausgeschieden. Kerngröße 30 μ. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 3. Mit Zeichenprismen gez.

Fig. 4. Kern von 54 μ Durchmesser eines weißen Tieres. Die Bakterien liegen in Häufchen beisammen. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 3. Mit Zeichenprismen gez.

Fig. 5. a Kern eines weißen Tieres, 20 μ groß. b Ebenso, Glykogen im Plasma, Kern 20 μ groß. c Ebenso. Alles Chromatin liegt im Centrum. 7 μ groß. d Ebenso. Degeneration des Kernes, Größe 24. e 2 Kerne eines weißen Tieres, 10 μ groß. Alle Figuren mit Zeichenprisma gez. Hom. Imm. 2 mm.

Fig. 6. Teil eines Schnittes durch ein weißes Tier. Keine Glanzkörper. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 3. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 7. Teil eines Schnittes durch ein graues Tier. Ohne Best'sche Karminfärbung. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 3. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 8. Teil eines Schnittes durch ein graues Tier einer Hungerkultur. Kleine Glanzkörper und wenig Glykogen. Krerngröße 8—9 μ, Glanzkörpergröße 1,5—7 μ. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 3. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 9. Teil eines Schnittes durch ein graues Tier aus einer Hungerkultur. Die noch recht großen Glanzkörper durch Eisenhämatoxylin tiefschwarz. Kerngröße etwa 5 μ. Glanzkörpergröße bis 19 μ. Wenig Bakterien. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 3. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 10. Teil eines Schnittes durch ein graues Tier aus einer Hungerkultur. Wenig Glykogen in den großen Glanzkörpern. Kerngröße 15 μ, Glanzkörpergröße 12 μ. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 8. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 11. Aus dem gleichen Schnitt wie Fig. 23. Höhere Einstellung auf die Glanzkörper. a Felderung größer gezeichnet.

Fig. 12. Teil eines Schnittes durch ein graues Tier aus einer Fütterungskultur. Glanzkörper mit weit abstehenden Membranen, an welchen Bakterien sitzen, die großen Stäbchen. Im Plasma die kleinen Stäbchen. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 3. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 13. Ganzer Schnitt durch eine Cyste. Leitzobjektiv 3, Oc. 3. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 14. Teil eines Schnittes durch eine Cyste. Bakterien und Glanzkörper (ohne Glykogen) aus dem Plasma gestoßen. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 3. Mit Zeichenprisma gez.

Tafel 11.

Fig. 15. a Teil eines Tieres, das ein kugeliges Plasmastück fast ganz abgeschnürt hat. Nach dem Leben, ohne Zeichenprisma gez. b Haaratige Fortsätze an einem fast abgeschnürten Stück. Nach dem Leben. c Ein Tier, das sich in einzelne Portionen zerschnürt. Nach dem Leben. d Das freie Tier zur Cyste e. f Cyste eines grauen Tieres. Nach dem Leben. Ohne Zeichenprisma gez.

Fig. 16. Teil eines Schnittes durch ein graues Tier. Glanzkörper in allen Größen mit wenig Glykogen. Die Nucleolen des Kernes färben sich schwach mit Best'schem Karmin. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 3. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 17. Ein Teil eines Schnittes durch ein graues Tier aus einer Hungerkultur. Große Nucleolen im Kern. Die kleineren Glanzkörper ohne Glykogen. Kerngröße 8 μ, Glanzkörpergröße bis 5 μ. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 8. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 18a—d. Glanzkörperformen, a u. b mit Eisenhämatoxylin gefärbt, c u. d ungefärbt, nicht fixiert; a u. d „Teilungsstadien“ nach früheren Autoren, b u. c mit zentralem „Kern“ nach einem früheren Autor. Ohne Zeichenprisma gezeichnet.

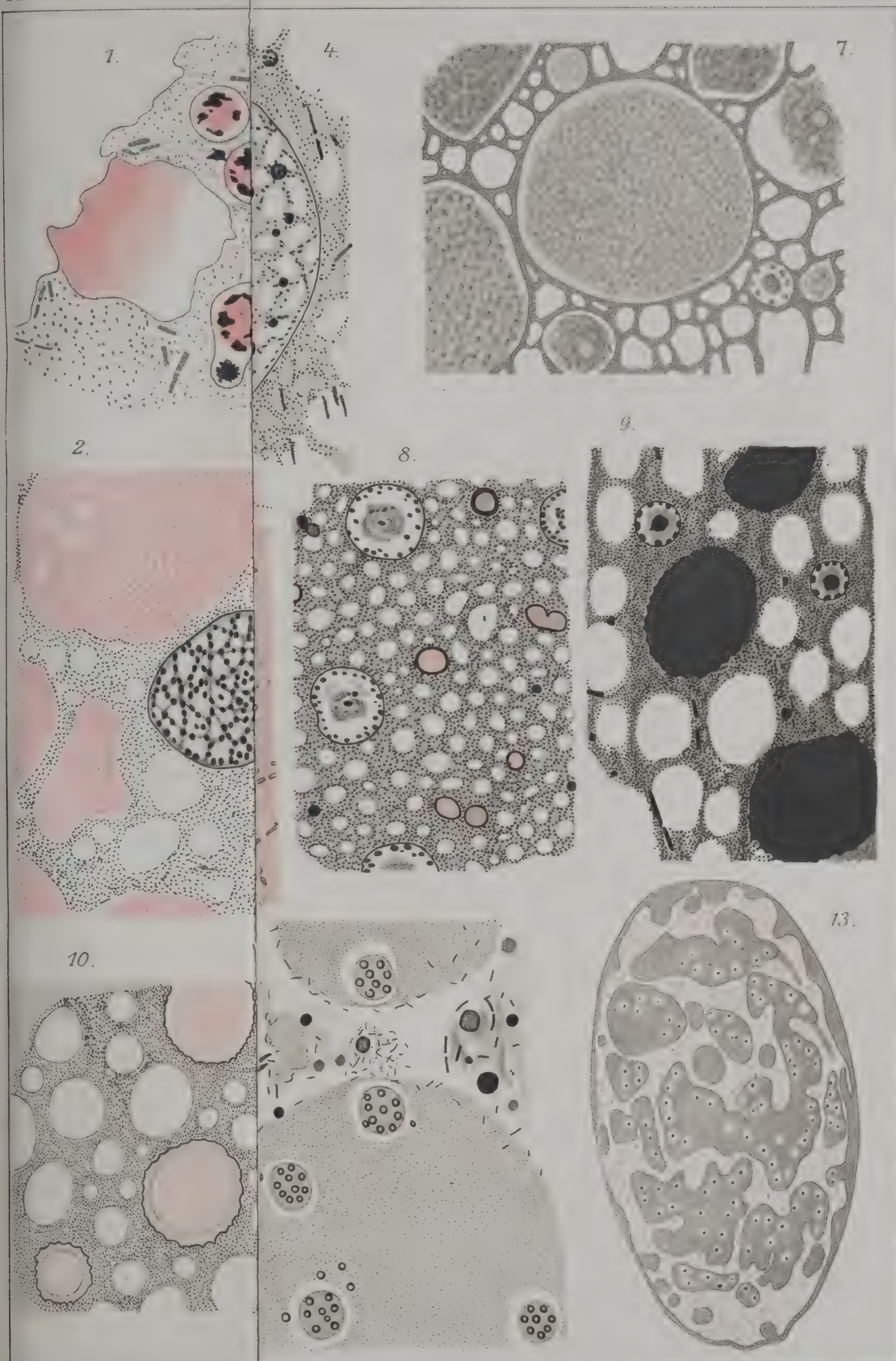
Fig. 19. a—c Zerstörung von Kernen durch die Bakterien in verschiedenen Stadien. d Glanzkörper mit Bakterien. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 3. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 20. Kernveränderungen, wie sie die Bakterien verursachen. a Kerne 12 μ groß, Glanzkörper 2—4 μ. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 8. b Kerne 12 μ groß. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 8. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 21. Ein Teil eines Schnittes durch ein gelbes Tier. Im Plasma eine große Menge Bakterien, Zerstörung von Kernen, ganz kleine Glanzkörper. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 3. Mit Zeichenprisma gez.

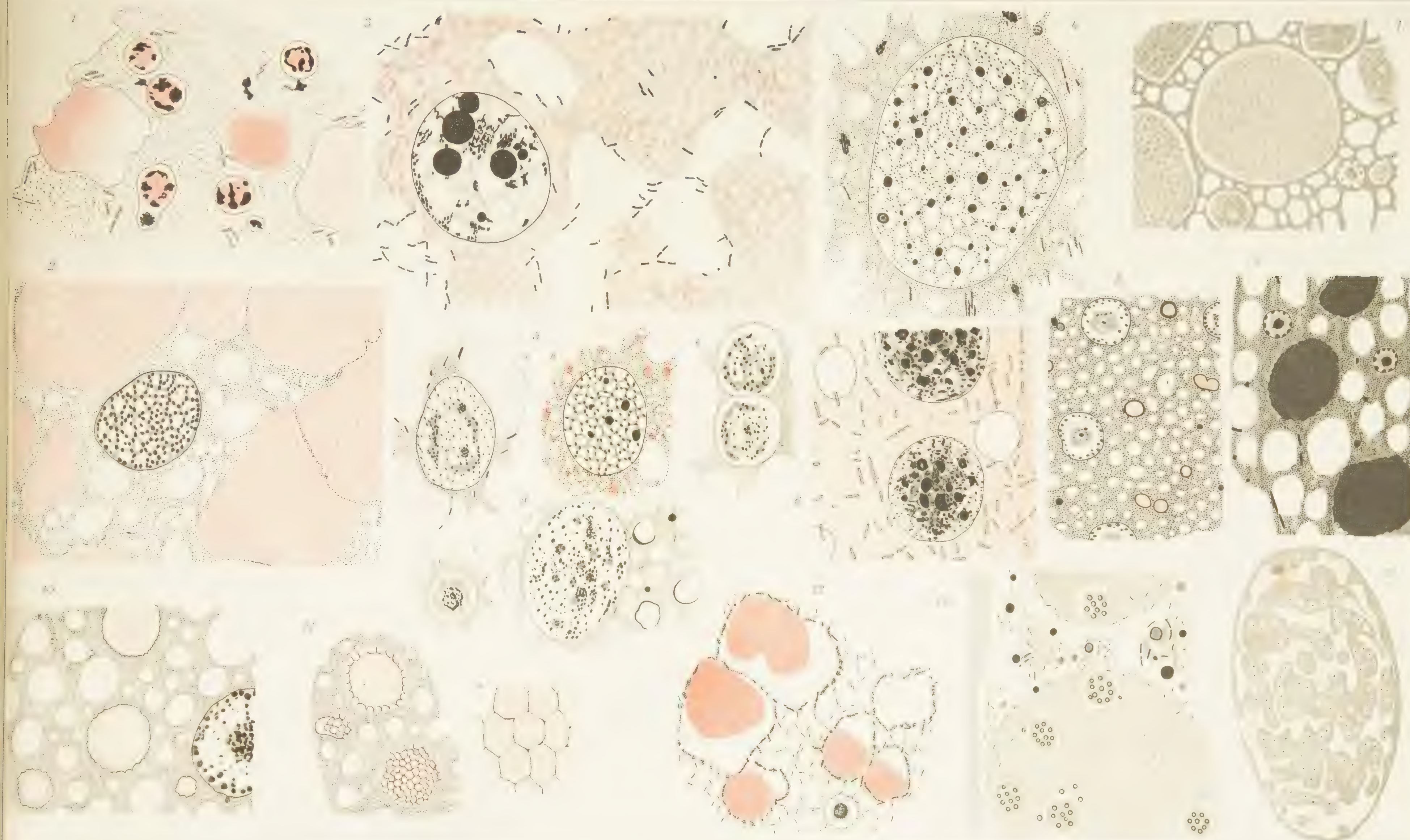
Fig. 22a—c. a—c Bakterien um die Glanzkörper. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 3. Mit Zeichenprisma gez.

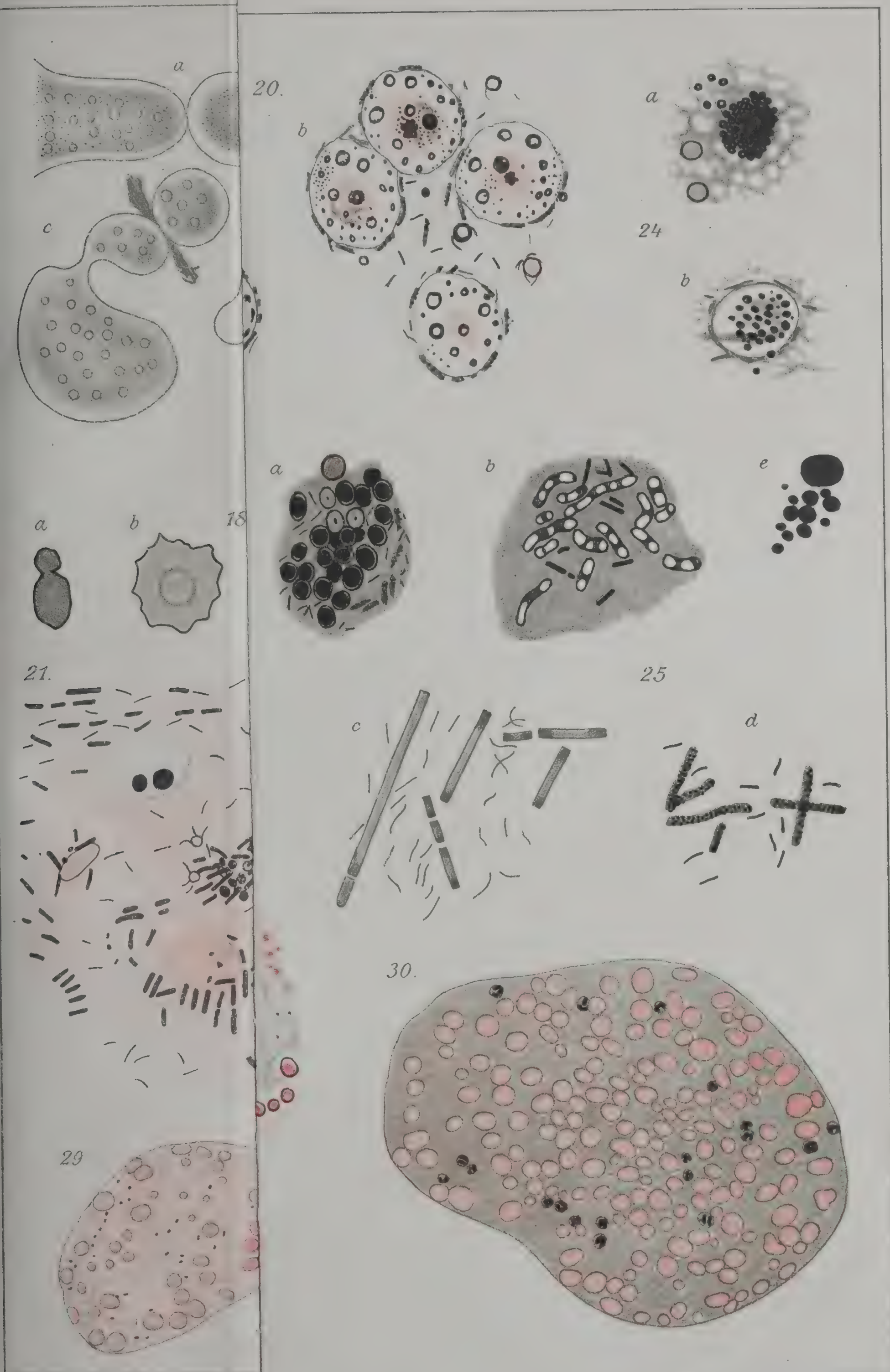
Fig. 23. Ein Teil eines Schnittes durch eine Cyste eines gelben Tieres. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 3. Mit Zeichenprisma gez.



Leiner gez.

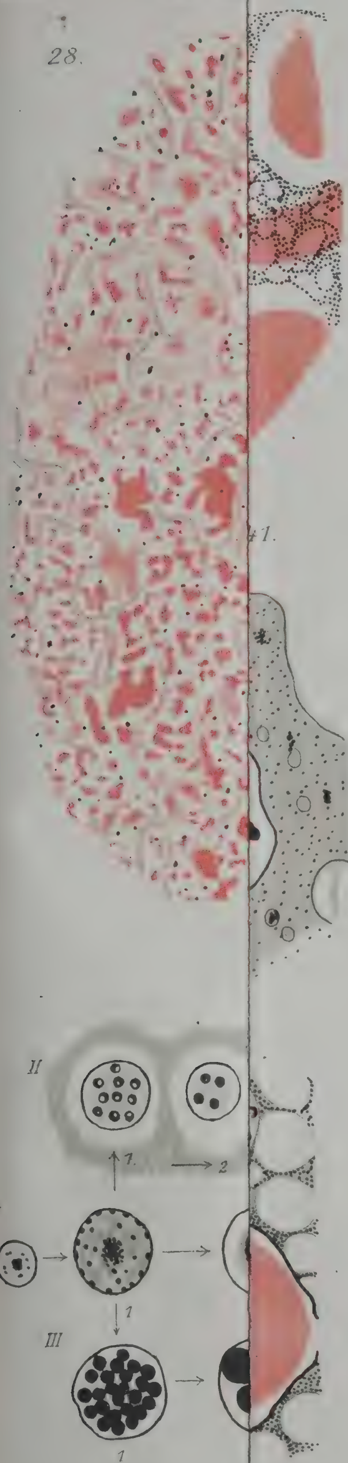
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

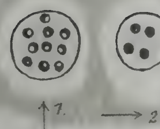


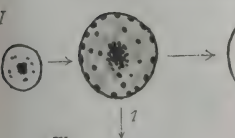

a
c
20.
b
a
24
b
a
b
18
a
b
e
21.
25
c
d
30.
29

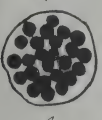


Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lith Anst v. Johannes Arndt, Jena

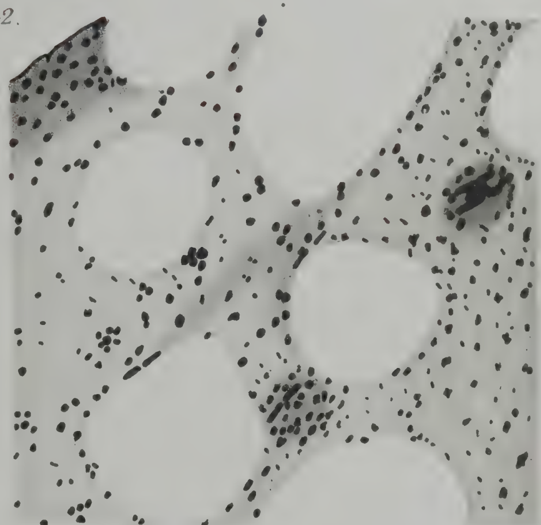


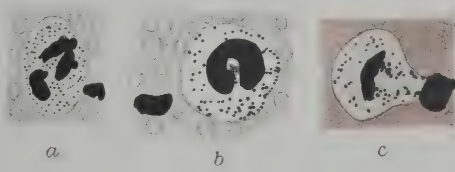












Leiner gez.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

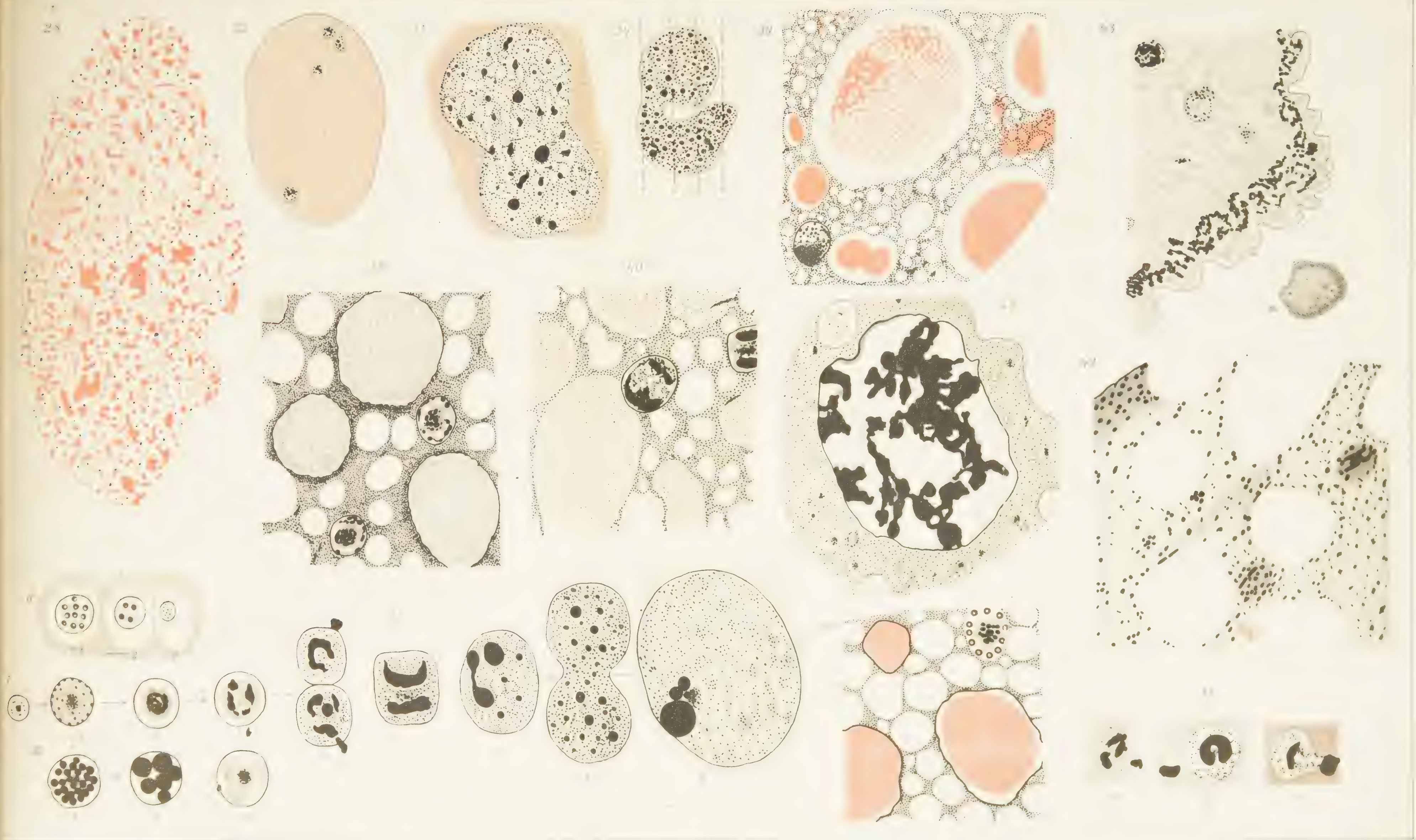


Fig. 24. a Ein etwa kerngroßer Haufen runder Körperchen, die sich mit Eisenhämatoxylin intensiv färben. b Ein Kern aus dem gleichen Schnitt. Um die Kernmembran Bakterien. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 8. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 25. Einschlüsse im Plasma von *Pelomyxa*. c u. d Die beiden Bakterienarten. e Vielleicht ein zerfallener Kern. b Bakteriensporen? a—d Hom. Imm. 1,5 mm, Oc. 8. e Hom. Imm. 2 mm, Oc. 3. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 26. Ein Teil eines Schnittes durch ein graues Tier, das mit Kartoffelstärke gefüttert worden war. Kerngröße 5 μ, Glanzkörpergröße bis 35 μ. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 3. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 27. a Ein ganzer Schnitt durch ein Tier, das 11 Tage gehungert hatte. Leitzobjektiv 3, Oc. 2. Mit Zeichenprisma gez. b Ein ganzer Schnitt durch ein Tier, das 1 Tag mit gekochten Kartoffeln gefüttert worden war. Die Glanzkörpermembranen stehen weit ab. Leitzobjektiv 3, Oc. 2. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 29—31. Ganze Schnitte durch weiße Tiere. Rückbildung der Glanzkörper, Reduktion der Kerne. Leitzobjektiv 3, Oc. 2. Mit Zeichenprisma gez.

Tafel 12.

Fig. 28. Ganzer Schnitt durch ein Tier, das mit Filtrierpapier gefüttert worden war. Größe 1,71 mm. Leitzobjektiv 3, Oc. 2. In großen Zügen mit dem Zeichenprisma gez.

Fig. 32. Schnitt durch ein weißes Tier ohne Glanzkörper. 4 große Kerne. Leitzobjekt 3, Oc. 2. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 33. Schnitt durch zwei Kerne, die vielleicht miteinander verschmelzen.

Fig. 34. Ungefähre Konstruktion der beiden Kerne Fig. 33 in einer Ebene, senkrecht zur Schnittebene. Nach vier aufeinanderfolgenden Schnitten.

Fig. 35. a—c Kerne von weißen Tieren, die Chromatinbrocken ausstoßen.

Fig. 36. Schema der Kernveränderungen: I) in weißen Tieren, II) in Cysten, III) 1, 2 nach starker Fütterung, 1a bei Tieren, die gehungert haben. I) 8 mit Zeichenprisma gez. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 3.

Fig. 37. Teil eines Schnittes durch ein graues Tier. Die Nucleolen des Kernes sind durch Best'sches Karmin rot gefärbt. Kerngröße 8 μ. Glanzkörpergröße bis etwa 25 μ. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 3. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 38. Teil eines Schnittes durch ein graues Tier, das 11 Tage gehungert hatte. Ohne Best'sche Färbung. Die Glanzkörper sind noch recht groß. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 3. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 39. Teil eines Schnittes durch ein sog. weißes Tier. Die Glanzkörper, deren Größe bis 45 μ beträgt, haben Glykogen in körniger und fädiger Anordnung. Im Plasma große und kleine Glykogenschollen. Keine Bakterien. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 3. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 40. Teil eines Schnittes durch ein weißes Tier. Die Glanzkörper sind fast aufgelöst. Kerngröße 12—15 μ. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 3. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 41. Kern eines weißen Tieres, 34 μ groß, wenig Bakterien. Im Plasma Reste zurückgegangener Glanzkörper? Hom. Imm. 2 mm, Oc. 8. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 42. Teil eines Schnittes durch ein weißes Tier. Keine Kerne, Chromatinbrocken im Plasma. Hom. Imm. 2 mm, Oc. 8. Mit Zeichenprisma gez.

Fig. 43. a Ganzer Schnitt durch die Cyste Fig. 15e. Leitzobjektiv 3, Oc. 3. Mit Zeichenprisma gez. Daneben ein Stück des Randes stärker vergrößert.

Beiträge zur Kenntnis der Festigungseinrichtungen bei *Chorda filum*.

Von

E. G. Pringsheim.

(Hierzu 14 Textfiguren.)

Bei Gelegenheit eines Aufenthaltes an der biologischen Anstalt zu Helgoland untersuchte ich zunächst nur zur eigenen Belehrung die Anatomie einiger dort häufig vorkommenden Algen in bezug auf die zur Erhöhung der Zugfestigkeit vorhandenen Strukturen. Es ist ja bekannt, daß die in der Gezeitenzone lebenden größeren Formen durch beträchtliche Zähigkeit ausgezeichnet sind, die sie befähigt, den von den Wellen ausgeübten Zug auszuhalten ohne zu zerreißen. Meist sind es besondere, lange, mit dicken Wänden ausgestattete Thallusfäden, denen wir die Aufgabe zuschreiben, als Festigungselemente zu wirken (Wille 1885). Bei der genaueren Betrachtung dieser Dinge zeigten sich aber doch einige Besonderheiten, die noch nicht beschrieben zu sein scheinen, und über die ich hier berichten möchte.

Die unverzweigten, strangförmigen, hohlen „Sprosse" von *Chorda filum* Stackh. werden bis 3 m lang. Sie wachsen in der Tiefe von wenigen Metern in der litoralen Region. In frischem Zustande haben sie bei einer gewissen Elastizität eine erhebliche Zugfestigkeit, so daß man sie knoten kann, ohne daß sie reißen. Auch widerstehen sie einem ziemlich derben Zug in der Längsrichtung. Das anatomische Bild, wie es z. B. Reinke (1889—92) gibt und Oltmanns (1922 p. 127) nachdruckt, gibt nicht ohne weiteres Aufschluß darüber, welche Einrichtungen diese Festigkeit bedingen. Es zeigt

unter der Schicht von palisadenartigen Assimilationszellen die weiten und gestreckten prismatischen Zellen des „Zentralkörpers“, die dünne Quer- und etwas dickere, getüpfelte Längswände aufweisen und auf sie folgend nach innen zu die lockeren, hyphenartigen, dünnen Längsfasern, die den Hohlraum umschließen.

Tut man ein Stück des Thallus in Alkohol oder läßt man es einfach austrocknen, so fällt auf, daß es sich unter erheblicher Abnahme der Dicke schnurartig zusammendreht, wobei die Deformation so weit gehen kann, daß der sich dabei teilweise abflachende Thallus im Querschnitt 8förmig wird. Sogar Zerreißungen kommen dabei vor. Für die anatomische Untersuchung eignen sich nur die gleichmäßig kontrahierten und tordierten Stellen. Die besten Schnitte bekommt man, indem man von Alkoholmaterial ausgeht. Man schneidet zwischen Kork und bringt die Schnitte entweder in Seewasser (oder 4 proz. NaCl-Lösung) oder in 50 proz. Glycerin. In Süßwasser ist die Quellung so groß, daß die Schnitte ganz deformiert werden und sich schleifenförmig umbiegen, das Innere nach außen. Will man Reagentien einwirken lassen, so geht man am besten in folgender Weise vor: Man bringt die trockenen Schnitte, aus denen der Alkohol sofort verdampft, in ein Tröpfchen Wasser auf dem Objektträger und entfernt sie alsbald wieder mit Hilfe der Präpariernadel daraus, bevor sie soviel Wasser aufgenommen haben, daß sie zu stark verquellen. An einer trockenen Stelle des Objektträgers breitet man sie dann mit der Nadel aus, so daß sie einen Kreis bilden, und läßt sie antrocknen. Man kann nun nach

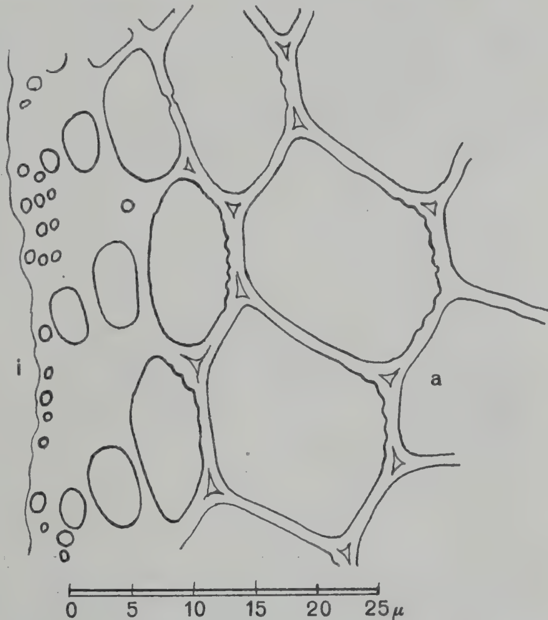


Fig. 1. Querschnitt in Seewasser, Zeichenapparat. Weitlumige Zellen des „Zentralkörpers“. Wülste hauptsächlich auf der Innenseite der Tangentialwände. a außen, i innen.

Bedarf in Alkohol, Glycerin, dest. Wasser usw. untersuchen. Auf diese Weise gelang es mir schließlich sehr schöne Präparate des im frischen Zustande fast unschneidbaren Objektes zu bekommen.

Untersucht man nun mit einem stärkeren Trockensystem oder besser mit Immersion, so zeigen die langen weiten Zellen des Zentralkörpers eine eigentümliche Beschaffenheit, wie sie meines Wissens bisher von keiner Alge bekannt war. Man wird ohne weiteres an Bastfasern mit Spiralstruktur erinnert, wenn man den Längsschnitt betrachtet. Eine feine Streifung mit nicht ganz gleichen Abständen zieht sich auf der zugekehrten Fläche von links oben nach rechts unten, der bei etwas tieferer Einstellung eine entgegengerichtete entspricht. Zwischen diesen Streifen zeigen sich spaltenförmige Tüpfel, deren Richtung der der Streifung entspricht. Sie sind in der Mitte elliptisch bis lanzettlich und laufen an beiden Polen spitz und schließlich sehr fein aus, so daß ihre ausgezogenen Enden von den Streifen nicht zu unterscheiden sind. Darunter finden sich in

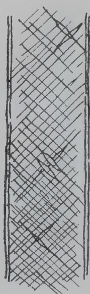


Fig. 2.

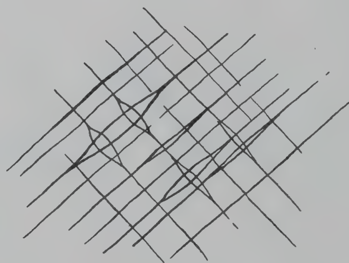


Fig. 3.

Fig. 2. Flächenansicht einer mechanischen Zelle auf dem Längsschnitt. Die gekreuzte Streifung und die Schrägtüpfel in der dem Beschauer zugekehrten Zellwand. Seewasser. Leitz Obj. 6a, Oc. 1.

Fig. 3. Wie 2 bei stärkerer Vergrößerung. Seewasser. Leitz Imm. $^{1}/_{12}$ a. Comp. Oc. 8.

der tieferen Wandschicht ganz entsprechende, sie kreuzende Schrägtüpfel, und zwar so, daß die mittleren, breiteren Teile sich überdecken. Der Winkel, in dem die Streifen und demnach auch die Tüpfel sich kreuzen, ist von einem rechten nicht sehr verschieden, kann aber in verschiedenen Zellen etwas größer oder kleiner sein. Die Tüpfel sind nicht regellos verstreut und auch nicht in gleichen Abständen voneinander angeordnet, sondern gewöhnlich in Gruppen von einigen wenigen, meist 2—3. Auf den ungefähr senkrecht zur Schnittebene stehenden Zellwänden, die also durchgeschnitten sind, sind die Tüpfel ziemlich schwer zu erkennen. Sie sehen anders aus als Reinke sie abbildet.

Dort erscheinen die Zellwände nach dem Tüpfel zu spitz auslaufend. In Wirklichkeit verschmälern sie sich sehr plötzlich, so daß der Tüpfelkanal fast rechteckig aussieht (Fig. 4). Die Schließhaut

ist sogar vielfach etwas größer als die Öffnungen nach dem Innenraum der Zelle hin, so daß eine Andeutung einer hoftüpfelartigen Bildung vorliegt. Nach alledem könnte man, abgesehen davon, daß die Zellen verhältnismäßig weit sind, lebenden Inhalt führen und fast senkrecht gestellte Querwände aufweisen, noch immer eine gewisse Analogie zu Bastfasern annehmen, aber der Querschnitt zeigt, daß noch weitere Unterschiede vorliegen. Hier erscheinen nämlich die Schrägstreifen nicht als Fibrillen in der Zellwand, sonderu als ziemlich unregelmäßige Wülste. die der Zellwand nach innen aufgelagert sind. Sie sind am ausgeprägtesten an den nach innen gekehrten Flächen der Tangentialwände, zeigen sich aber auch auf den übrigen. Sonst könnte ja auch die auf dem Längs-





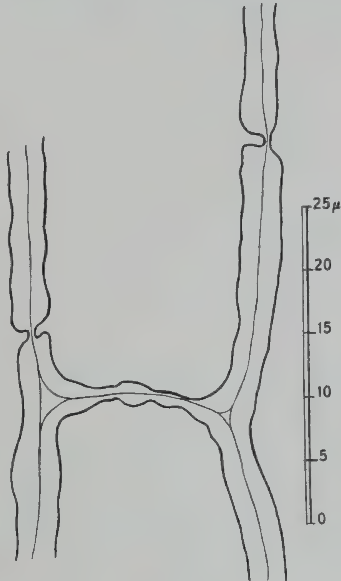


Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6.

Fig. 4. Tüpfel im optischen Längsschnitt. Seewasser. Imm. 1/12 a, Comp. Oc. 4.
Fig. 5. Wie 4 bei stärkerer Vergrößerung. Alkoholmaterial in 4 proz. NaCl. Die punktierten Grenzlinien erscheinen bei tieferer Einstellung. Imm. 1/12 a. Comp. Oc. 12. Zeichenapparat.
Fig. 6. Wie 5.

schnitt beobachtete Kreuzung nicht zustande kommen. Hebt und senkt man die Mikrometerschraube, so scheint die Zelle zu rotieren, weil dabei die optischen Querschnitte sich entsprechend dem schraubenförmigen Verlauf der schrägen Streifen auf einem Kreisumfang verschieben.

Bei genauerer Betrachtung findet man außerdem, daß die Tüpfel auf dem Längsschnitt durch den Thallus nicht genau quer verlaufen, sondern in einem Winkel zur Querrichtung. Dabei ist der Tüpfel-

kanal nach der einen Zelle hin breiter als nach der anderen (Fig. 6). Ist ein Tüpfel günstig getroffen, so kann man sehen, daß bei Betätigung der Mikrometerschraube das diesbezügliche Verhältnis der beiden Seiten wechselt, so daß also bei einer Einstellung z. B. rechts der schmale, schräg nach oben gehende Tüpfelkanal und links der breitere nach unten geneigte sich befindet, während das bei anderer Einstellung umgekehrt ist (Fig. 5). Das ist natürlich der in diesem Bilde zum Ausdruck kommende Befund, der der schon beschriebenen Kreuzung der Tüpfel in der Oberflächenansicht der Zelle entspricht. Die Zahl der günstig getroffenen Tüpfel ist immer ziemlich gering. Häufiger

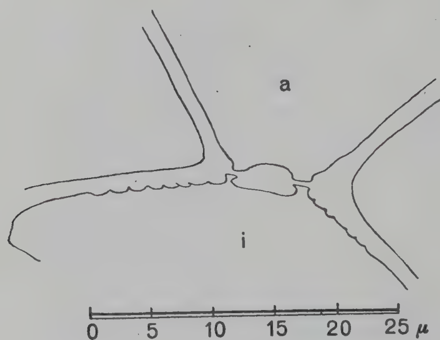


Fig. 7.

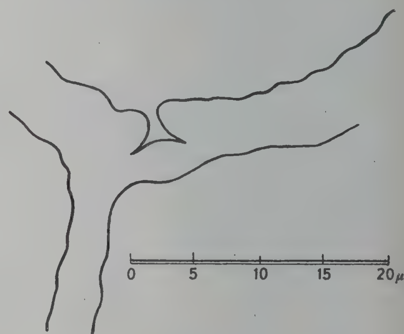


Fig. 8.

Fig. 7. Tüpfel im Querschnitt. Seewasser. Imm. $^1/_{12}$ a. Comp. Oc. 8. a außen, i innen.

Fig. 8. Scheinbar einseitiges Tüpfel im Querschnitt. Alkoholmaterial. Hämatoxylin, Glycerin. Imm. $^1/_{12}$ a. Comp. Oc. 12. Zeichenapparat.

findet man auf den Längsschnitten die dünnen Ausläufer der Tüpfel, die auf der Flächenansicht als lang ausgezogene Spitzen erscheinen. In den aufrecht stehenden Wandpartien findet man sie als schmale spitz auslaufende und schräg nach innen gehende Spalten wieder, die in ihrer Richtung der Schraubenstruktur der Streifung entsprechen. Die spitzen Vertiefungen zwischen den Rillen, die sonst nur die oberflächlich gelegene Schicht der Zellwand umfassen, gehen an diesen Stellen viel tiefer, nämlich bis zur Mittellamelle, und sind nach dem Zellumen hin etwas geöffnet. Sie verlieren sich bei Verstellung der Mikrometerschraube, so daß also angenommen werden muß, daß die schmalen Ausläufer der Tüpfel, die sich auch in der Flächenansicht des Tüpfels allmählich zwischen den Rillen verlieren, auch an Tiefe mit der Entfernung vom Zentralteil des Tüpfels allmählich abnehmen. Dementsprechend findet man auch neben den

tiefgehenden scharf zugespitzten Einsenkungen, die eben beschrieben wurden und die dem dünneren Teil des eigentlichen Tüpfels entsprechen, noch viel flachere Vertiefungen, von denen man nicht immer sagen kann, ob sie zu einem Tüpfel gehören. Im Querschnitt durch den Thallus ist das Bild der Tüpfel vielfach etwas anders. Man sieht hier besonders manchmal scheinbar einseitige Tüpfel, die ich auf dem Längsschnitt nicht gefunden habe (Fig. 8, 9). Das kann Zufall sein, da die Zahl der entsprechend getroffenen Tüpfel nicht groß ist. Wie diese einseitigen Tüpfel zustande kommen, wird klar, wenn man die Oberflächenansicht vergleicht. Dort entspricht manchmal einem großen Tüpfel in der einen Richtung eine Gruppe von zwei Tüpfeln in der anderen, so daß nur eine teilweise Deckung zustande kommt. Schneidet man gerade zwischen den beiden kleineren quer, so werden diese nicht getroffen. Auch sonst kommt zuweilen eine nicht vollkommene Deckung der beiden sich entsprechenden Tüpfelhälften, wenn ich sie so nennen darf, die in den verschiedenen Schichten der Zellwand sich befinden, zustande. Überhaupt ist eben hier alles viel unregelmäßiger als bei höheren Pflanzen, besonders bei dem Holz der Nadelbäume, das auf seine Tüpfel hin wohl am genauesten untersucht ist.

Es handelte sich nun darum, festzustellen, welche Beschaffenheit die Streifenstruktur hat, die man in der Aufsicht der Zellwand sieht und die offenbar mit der Zähigkeit des Thallus und seiner Zusammendrehung bei Wasserentzug zusammenhängt. Sie kann 1. in Wirklichkeit nur der Oberfläche angehören, wie es im Querschnittsbild den Anschein hat, d. h. eine Furchung der innersten Zellwandschichten darstellen; 2. die ganze innerste Wandschicht umfassen, so daß diese gefältelt wäre; und 3. könnte die oberflächliche Furchung resp. Rillenbildung einer inneren Fibrillenstruktur entsprechen, ähnlich der vieler Bastfasern und Libriformfasern, so daß sie gewissermaßen nur deren äußerer Ausdruck wäre.

Die folgenden Beobachtungen erlaubten eine Entscheidung:

1. Präparate trocken in Luft. Im Längsschnitt ist die Streifung besonders deutlich, viel deutlicher als in allen flüssigen Medien. Besonders gut ist sie zu sehen, wenn die trockenen Präparate mit Cedernöl bedeckt werden; aber nur in den Zellen, die dann noch Luft enthalten. Sobald die Flüssigkeit in die Zellen eingedrungen ist, verschwinden die Zellwände optisch fast ganz und von den Streifen ist dann nicht mehr das geringste zu sehen. Im Längsschnitt erscheinen die trockenen Zellwände in Luft sehr viel dünner als in Seewasser u. dgl. Die Wellung der Oberfläche ist schwach

zu sehen, weil auch die Wülste an Dicke verlieren. Da trotzdem die Streifung in der Oberflächenansicht am trockenen Präparat besonders deutlich ist, spricht das entschieden zugunsten der Annahme, daß es sich bloß um eine Oberflächenstruktur handelt.

2. Präparate gefärbt. Chlorzinkjod gibt keine Färbung. Neutralrot, Anilinblau u. dgl. färben aber gut. Man überträgt am besten die trockenen Schnitte in ein Tröpfchen der Farblösung und breitet sie dann sofort auf dem trockenen Objektträger aus, wie ich das oben für die Präparation der Schnitte mit Wasser angegeben habe. In einem stark lichtbrechenden Medium wie Immersionsöl ist auch dann nichts von der Streifung zu erkennen, obgleich die Zellwände nun deutlich hervortreten. Auf dem Längsschnitt sehen die Zell-

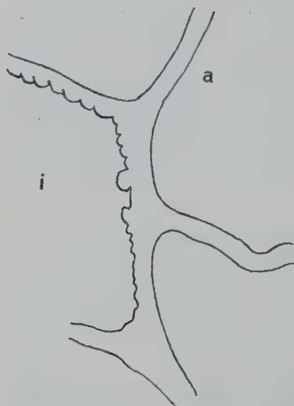


Fig. 9.



Fig. 10.

Fig. 9. Wie 7. Tüpfel scheinbar einseitig. a außen, i innen.
Fig. 10. Querschnitt, die Zwickel in den Ecken zeigend. Alkoholmaterial. Neutralrot, Cedernöl. Imm. $^1/_{12}$ a. Comp. Oc. 8.

wände auch mit den besten optischen Hilfsmitteln betrachtet ganz gleichmäßig glatt aus, auf den Querschnitten sieht man nur zuweilen mit großer Mühe eine Andeutung einer obersten Zellschicht, die eine leichte Unregelmäßigkeit in der Oberflächenbegrenzung aufweist. Offenbar ist durch den Wasserverlust die besonders quellbare Substanz der gefurchten Schicht so eingeschrumpft, daß auch ihre ungleichmäßige Dicke, die sonst als Streifenstruktur erscheint, auf ein Minimum zurückgeht. In den Ecken, wo die Zellwände dreier Zellen zusammenstoßen, erscheinen in den hier etwas verdickten Wänden dreistrahlige, lang ausgezogene Zwickel, die aber nicht in eine doppelt konturierte Mittellamelle auslaufen, sondern sich spitz aus-

laufend allmählich verlieren. Sie sind etwas stärker gefärbt als die übrigen Teile der Zellwand (Fig. 10). Wasserblau färbt nur diese Zwickel.

3. Präparate gefärbt, in Glycerin. Im Querschnitt erscheinen die kleinen Wülste sehr deutlich. Sie verlaufen so allmählich nach unten, daß die Konturen unscharf sind und beim Drehen der Mikrometerschraube sich in die Tiefe verlieren. Dabei ist die scheinbare Rotation besonders deutlich. Man sieht, daß die Wellen der Oberfläche ungleich breit und tief sind. Besonders in den Zellecken und auf den Tangentialwänden nach innen zu sind sie schmal und stark erhaben, auf den übrigen Flächen sind sie breiter und flacher. Sie umfassen nur die innerste Schicht, die sich ziemlich deutlich abhebt und allein „rotiert". Die Oberfläche ist im Quer-

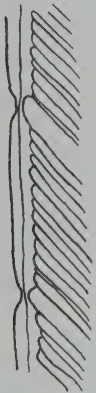


Fig. 11.

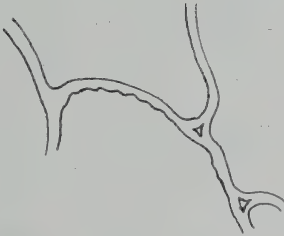


Fig. 12.



Fig. 13.

Fig. 11. Längsschnitt, etwas schematisch. Furchung der Oberfläche und Tüpfel bei Betätigung der Mikrometerschraube.
Fig. 12. Wie 7. Furchung und Zwickel.
Fig. 13. Die Wellen der Oberfläche bei stärkerer Vergrößerung. Querschnitt in Seewasser. Imm. $^1/_{12}$ a. Comp. Oc. 8.

schnitt gekerbt (im Sinne der beschreibenden Morphologie des Blattrandes), so daß also die Vertiefungen spitz, die Vorwölbungen rundlich erscheinen. Die Zwickel in den Zellecken sind in Glycerin sehr undeutlich.

Man darf aus diesen Beobachtungen den Schluß ziehen, daß die Streifung nur durch den welligen Verlauf der Oberfläche der innersten Schicht optisch erkennbar wird. Das erinnert äußerlich an die Streifung der Cuticula, wie sie bei Laubblättern, z. B. *Helleborus* und bei vielen Blütenblättern zu sehen ist. Der Umstand, daß beim Eintrocknen die starke Torsion zustande kommt, spricht aber doch dafür, daß der äußerlichen Streifung ein fibrillärer Bau der scheinbar glatten tieferen Zellwandschichten entspricht, der sich nur mit den zur Verfügung stehenden Mitteln nicht sichtbar

machen läßt. Denn sonst wäre es nicht recht zu begreifen, daß die Quellung resp. Entquellung so starke Wirkungen in der Schrägrichtung ausübte. Auch die große Zugfestigkeit ist durch die Annahme von Schrägfibrillen, die die eine Komponente der in der Längsrichtung wirkenden Zugkraft seitlich ablenken, am besten zu erklären. Das alles würde aber noch nicht zu der Annahme einer direkt nicht sichtbaren Schrägstruktur zwingen, wenn nicht noch der Umstand hinzukäme, daß die schräg gerichteten Tüpfel tiefere Wandschichten umfassen, so daß nur eine mittlere Wandschicht, die wiederum nur auf diese Weise erkennbar wird, zusammenhängend durchläuft (Fig. 6, 7, 14). Nur die schmalen Enden der Tüpfel, die sich allmählich in den Vertiefungen zwischen den Wülsten verlieren, gehören allein der innersten Wandschicht an. Die Richtung der Tüpfel entspricht natürlich genau der der Kanellierung. Es ist sehr unwahrscheinlich, daß in einer physikalisch homogenen Grundmasse die Tüpfel gerade diese mit der Richtung der Wülste übereinstimmende Lage haben sollten.



Fig. 14.

Fig. 14. Die spitz zulaufenden Partien der Tüpfelkanäle seitlich von der breiten Mittelpartie der Tüpfel. Alkoholmaterial. Löffler-Blau, Glycerin. Imm. $^1/_{22}$ a. Comp. Oc. 8.

Es kommt aber noch hinzu, daß die Membranen deutlich doppelbrechend sind. Läge eine gleichförmige Masse vor, der nur oberflächlich durch das Relief der innersten Wandschicht eine Struktur aufgeprägt wäre wie einem gepreßten Facettenglas, so könnte eine Doppelbrechung nicht zustande kommen. Das wird besonders deutlich, wenn Querschnitte, die im trockenen Zustande die Oberflächenstruktur sehr gut zeigen, in Cedernöl untersucht werden. Sie sind dann bei gewöhnlicher Beleuchtung fast unsichtbar. Von der „Streifung“ ist selbst mit den besten optischen Hilfsmitteln und bei starker Abblendung nichts sichtbar. Zwischen gekreuzten Nikols aber leuchten die Zellwände sofort auf, ähnlich wie ein Querschnitt durch Coniferenholz oder ein Präparat von Apocyneenbastfasern (Nerium). Am Längsschnitt zeigen die in der Fläche gesehenen Zellwände im polarisierten Licht kein merkliches Aufleuchten, wohl wegen der zu geringen Dicke der von den Strahlen durchsetzten Schicht. Die im Präparat aufrecht stehenden Wände dagegen werden hell. Ein Dichroismus kam nicht zur Beobachtung. Aus alledem ist

zu schließen, daß hier ein anderer Typus vorliegt als bei den von CORRENS untersuchten Algenmembranen (1893). Bei diesen kommt die Streifung durch eine Faltung der Lamellen zustande, die die Membran zusammensetzen. Er hat eine größere Anzahl Chlorophyceen, am genauesten *Chladophora*, und einige Rhodophyceen untersucht. Viel mehr Ähnlichkeit hat der von mir beschriebene Fall mit der „Streifung" in den Tracheiden der Coniferen, wovon ich mich auch, im Anschluß an die grundlegende Arbeit von CORRENS (1892) überzeugen konnte. CORRENS spricht hier von Streifung durch zentripetale Wandverdickung (1893, S. 303). Die auf Taf. XV Fig. 15—17 (1892) dargestellten Strukturen haben eine große Ahnlichkeit mit denen von *Chorda*, nur ist bei letzterer alles viel ununregelmäßiger und durch geringere Lichtbrechung und leichte Verquellbarkeit schwerer zu erkennen. Dagegen sind die Niveauunterschiede bei *Chorda* in der Oberflächenschicht erheblich größer, gewissermaßen Hautrelief, so daß im Gegensatz zu *Pinus* auch im optischen Längsschnitt die Rillung ganz deutlich wird. Sonst wäre sie wohl hier überhaupt übersehen worden. Demnach darf man annehmen, daß hier ein für Algen neuer Typus einer eigenartigen Membranstruktur vorliegt.

Literaturverzeichnis.

1) CORRENS, C.: Zur Kenntnis der inneren Struktur der vegetabilischen Zellmembranen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 23 p. 254 1892.
2) —: Zur Kenntnis der inneren Struktur einiger Algenmembranen. ZIMMERMANN'S Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pflanzenzelle Bd. 1 p. 260 1893.
3) OLTMANNS, F.: Morphologie und Biologie der Algen. Bd. 2. Jena 1922.
4) REINKE, J.: Atlas deutscher Meeresalgen. Kiel 1889—92.
5) WILLE, N.: Bidrag til Algernes physiologiske Anatomi. Sv. Vesensk. Akad. Handlingar Bd. 21 1885.

Besprechungen.

A. A. Elenkin: Mémoire sur la modification des principes de la classification des Hormogoneae (THUR.) KIRCHN. (tribu des Cyanophycées). Journ. der russ. bot. Ges. T. 1 No. 3—4 1916. (Russisch, mit französischem Resumée und einem lateinischen „Schema Hormogonearum classificationis".) Referat nach dem französischen Resumée.

Der Verf. stützt sich bei seiner Einteilung der hormogonen Schizophyceen auf die verschiedene Ausbildung der Fäden. Er kommt dabei zu einer Zweiteilung in *Simplices* und *Compositae*. Die *Simplices* umfassen die Formen ohne echte Verzweigung mit einfachen Fäden, die *Compositae* diejenigen mit echt verzweigten und mehrreihigen Fäden. Die *Simplices* werden in zwei Sektionen gegliedert, in die *Symmetreae* und die *Asymmetreae*; bei den ersteren sind die beiden Fadenenden gleich ausgebildet, bei letzteren ist eine Differenzierung in Basis und Spitze vorhanden. Die *Symmetreae* zerfallen in folgende Untergruppen:

I. Cylindreae: filis simplicibus aut rarius pseudoramosis, cylindraceis; cellulis (excepto heterocystis sporisque) aequalibus, homoeomorphis; cellulis terminalibus in utroque polo interdum a ceteris heteromorphis, sed ob symmetriam inter se semper conformibus. — Dazu gehören die Familien der *Oscillatoriaceae, Nostocaceae, Nodulariaceae.*

II. Mediolatiores: filis simplicibus aut pseudoramosis, e cellulis medio incrassatis, ad utrosque polos sensim aequaliter attenuatis, interdum in longa pila sequentibus. — Die hierher gehörenden Familien sind: *Isocystaceae, Camptotrichacheae, Hammatoidaceae.*

III. Mediotenuiores: filamentis vulgo pseudoramosis, e cellulis medio tenuioribus, ad utrosque polos sensim aequaliter incrassatis. — Einzige Familie: *Scytonemataceae.*

Die *Asymmetreae* gliedern sich in:

IV. Basilatiores: filamentis simplicibus, e cellulis basi incrassatis, ad apicem sensim attenuatis et in pilum longum saepe productis mit den Familien der *Homoeotrichaceae* und *Rivulariaceae* und in:

V. Basitenuiores: filamentis simplicibus e cellulis basi attenuatis, ad apicem sensim incrassatis mit der Familie der *Leptobasaceae.*

Die *Compositae* zerfallen in die Gruppe der *Imperfectae* (*Loefgreniaceae, Hyellaceae*) und *Perfectae* (*Hopalosiphonaceae, Stigonemataceae*).

Die Arbeit ist als ein neuer Versuch eines natürlichen Systems der Schizophyceae zu begrüßen. Glücklich kommt mir die Zweiteilung in Formen mit einreihigen, unverzweigten und in solche mit mehrreihigen, echtverzweigten Fäden vor. Zweifellos repräsentieren Formen wie *Stigonema mammilosum*, die man eigentlich als vielzellige Form mit Scheitelzellwachstum ansprechen kann, den höchst entwickelten Typus. Es ist richtiger, diese an das Ende des Systems zu stellen, als, wie es bisher geschehen ist, die *Rivulariaceae*. Ob sich die Einteilung nach der Verbreiterung oder Verschmälerung der Fäden gegen das Ende zu soweit durchführen läßt, daß man große Gruppen nach diesem Gesichtspunkt bilden kann, ist wohl noch zweifelhaft. Im einzelnen ist die Abtrennung von *Spirulina* von den *Oscillatoriaceae* unrichtig, da *Spirulina* (wie *Arthrospira*) Querwände besitzt, somit vielzellig ist. Jedenfalls enthält die Arbeit eine Reihe von originellen Gesichtspunkten und beherzigenswerten Vorschlägen, die einen Fortschritt in der schwierigen Systematik der *Schizophyceae* bedeuten. L. Geitler, Wien.

A. A. Elenkin et **A. N. Danilow**: Recherches cytologiques sur les cristaux et les grains de sécrétion dans les cellules de Symploca muscorum (Ap.) Gom. et quelques autres Cyanophycées. Bull. du Jardin Imp. Bot. de Pierre le Grand T. 16, 1, 1916. (Russisch mit französischem Resumée.)

Die Autoren stellen folgende Inhaltsgebilde der Blaualgenzelle fest: im peripheren Teil Cyanophycinkörnchen und Kristalle verschiedener Natur, im zentralen Teil metachromatische Körperchen. Letztere finden sich nur in älteren Zellen, in jungen und in den Sporen fehlen sie. Sie bestehen aus einer Hülle und einem Kern. Man kann hypothetisch annehmen, daß sie in ihrem Innern Reservestoffe speichern, die unter Umständen, z. B. bei der Sporenbildung, verwendet werden, weshalb sie dann nicht mehr nachweisbar sind. Die Kristalle des peripheren Teiles setzen sich aus mineralischen und zwei Arten von Eiweißkristallen zusammen. Nach den mikrochemischen Reaktionen bestehen erstere aus Gips. Ihre Ausbildung hängt mit den Ernährungsverhältnissen zusammen. — Die eine Art der Eiweißkristalle ist identisch mit den von Hieronymus als Cyanophycinkristalle beschriebenen Körpern, die andere findet sich nur in den Spitzenzellen von *Symploca muscorum*; letztere sind durch ihre Rotfärbung in Eosin und durch ihre Widerstandsfähigkeit gegen starke Säuren ausgezeichnet.

Die Arbeit ist wertvoll durch die Feststellung des Vorkommens der sonst im Pflanzenreich wenig verbreiteten Gipskristalle. Auch die Beschreibung der zwei Arten von Eiweißkristallen ist von Interesse, da in der letzten Zeit das Augenmerk der Forscher mehr auf morphologische Fragen gerichtet war und Physiologisches stark vernachlässigt wurde. Daß die „metachromatischen Körperchen" (der Ausdruck ist nicht glücklich gewählt, weil er zu verschwommen ist) wirklich in jungen Zellen und in den Sporen fehlen, kann man nicht sagen. Sie sind kleiner, bilden

keine Ringkörper und sind gewissermaßen untypischer, sind aber doch vorhanden. Die Hypothese, wonach sie der Speicherung von Reservestoffen dienen, erscheint mir wohl annehmbar; es spricht dafür auch ihre in Kulturen häufig zu beobachtende Hypertrophie. Was die Terminologie dieser Gebilde anlangt, so sind sie identisch mit den Volutinkörnern A. Meyer's, den Zentralkörnern Kohl's und den Epiplasten Baumgärtel's.

L. Geitler, Wien.

A. W. Haupt: Cell structure and cell division in the Cyanophyceae. Bot. Gaz. Vol. 75 H. 2, 1923.

Als besonders günstig für cytologische Studien fand der Verf. *Anabaeno circinalis* und *Gloeocapsa aeruginosa*. Die Befunde gründen sich auf fixiertes und gefärbtes, zum Teil mit dem Mikrotom geschnittenes Material. Als hauptsächlichstes Färbemittel wurde Heidenhain's Eisenalaun-Hämatoxylin verwendet. — Der Verf. unterscheidet in der Blaualgenzelle eine zentrale Substanz (central substance) und die Grundmasse (ground substance) des Protoplasten. Die zentrale Substanz deckt sich keineswegs mit dem Zentralkörper früherer Autoren. Sie stellt fadenförmige Massen dar, die körnchenförmige Anschwellungen zeigen. Sie färbt sich stark mit Hämatoxylin. Gegen die Grundmasse ist sie durch keine Membran abgegrenzt. Oft stellt sie ein Netzwerk dar. Bei der Zellteilung streckt sie sich und zerfällt schließlich in zwei Hälften; gleichzeitig oder etwas später wird zentripetal die Trennungswand der beiden Tochterzellen angelegt. Bei oberflächlicher Betrachtung bietet die Zentralsubstanz das Bild von Chromosomen oder eines Spirems. Tatsächlich besitzt die Blaualgenzelle nichts, was man mit Recht als Kern bezeichnen könnte. Die Zentralsubstanz ist Chromatin ähnlich, dürfte auch ähnliche Funktionen besitzen, zeigt jedoch nicht die Organisation eines Zellkernes. — Die Grundmasse besteht aus feinkörnigem Plasma mit Vakuolen, wobei die Größe der Vakuolen bei verschiedenen Formen schwankt. Die ganze Grundmasse stellt ein Alveolensystem dar. — Was die Assimilationspigmente anlangt, so sind sie im peripheren Teil der Zelle gelöst. In diesem gefärbten Teil befinden sich auch Cyanophycinkörnchen, die Reservestoffe darstellen. Sie sind in wechselnder Zahl vorhanden und finden sich besonders reichlich in den Dauerzellen.

Aus diesen Befunden schließt der Verf., daß die Schizophyceen keinen Kern besitzen und bei ihnen lediglich eine Differenzierung in einem peripheren, der Assimilation dienenden Teil (ground substance) und in eine zentrale Partie (central substance) eingetreten ist, die die Rolle der sonst im Kern lokalisierten Funktionen übernommen hat.

Es ist bedauerlich, daß dem Autor die letzte ausführliche Arbeit über die Blaualgencytologie, nämlich die von Baumgärtel, entgangen ist. Er wäre vor manchen Irrtümern bewahrt geblieben und es wäre manches klarer geworden. Es ist eigentümlich zu sehen, wie jede neue Arbeit, die sich mit diesem nach wie vor ganz in Dunkel gehülltem Thema beschäftigt, an sich richtige Beobachtungen herausgreift, aber sie einseitig verwertet. Wenn man die Abbildungen dieser Arbeit mit denen der oben referierten von Elenkin vergleicht, so fragt man sich, wie es mög-

lich ist, daß an demselben Objekt so Verschiedenes gesehen werden kann. HAUPT hat in einseitiger Weise mit Hämatoxylin gefärbte Balsampräparate studiert. Was er für Vakuolen hält, sind von geliger Substanz (Endoplasten) erfüllte Lakunen, die nur durch die Aufhellung in Balsam wie Vakuolen aussehen. Das Typische am Plasma der Blaualgen ist ja, daß Zellsaftvakuolen fehlen; nur in pathologischen Fällen tritt eine Vakuolisierung auf und ist dann sehr auffallend. Die Vakuolen, die also identisch mit BAUMGÄRTEL's Endoplasten sind, sind durch Plasmalamellen voneinander geschieden; die im Innern der Zelle liegenden Lamelldn färben sich stellenweise mit Hämatoxylin (auch z. B. mit Methylenblau bei nachheriger KOH-Differenzierung) und erscheinen als central substance. Diese ist nicht immer so sehr auf den Mittelteil der Zelle beschränkt, wie es der Verf. abbildet; sie kann bis nahe an die Peripherie der Zelle reichen. Es ist wichtig, daß auf dieses sonderbare Gebilde einmal hingewiesen wurde. Der Chromidialapparat GUILLIERMOND's scheint teilweise damit identisch zu sein („Chromidialapparate“ können aber auch durch fadenförmige Aggregate von „Anabaenin“ zustande kommen). HAUPT scheint es entgangen zu sein, daß der periphere gefärbte Teil, der die Assimilationspigmente führt, nicht bis zu seiner central substance heranreicht, sondern daß diese ihrerseits wiederum ein Differenzierungsprodukt des zentralen, im Leben ungefärbten Teiles ist, daß somit eine Dreiteilung vorhanden ist (sie ist gut zu sehen in seiner Fig. 2: zuäußerst Chromatoplasma mit Cyanophycinkörnchen, darauffolgend der „vakuolisierte“ Teil, im Innern die central substance). — Auffallend ist, daß der Verf. die Epiplasten oder Zentralkörner nicht gesehen hat (es sind dies die metachromatischen Körperchen ELENKIN's); obwohl sie nicht notwendigerweise in jeder Zelle vorhanden sein müssen, trifft man doch sehr selten Material an, das ganz von ihnen frei ist. Dieser Umstand erklärt sich wohl aus der einseitigen Verwendung der Hämatoxylinfärbung.

Die Abbildungen, die der Verf. von der central substance gibt, sind im großen und ganzen gut, aber nicht sehr genau. Die central substance findet sich immer in den Plasmawänden zwischen den „Vakuolen“, ist daher in ihrer Form durch diese bedingt. Der scheinbar geradlinige Verlauf des gefärbten Fadens der central substance kommt durch Summierung von kleinen Teilstrecken, deren jede etwas von den Geraden nach rechts oder links abweicht, was eben durch die unregelmäßige Lage der „Vakuolen“ hervorgerufen ist, zustande. Sie schlängelt sich gewissermaßen zwischen den „Vakuolen“ durch. Ihr feinerer Aufbau ist nicht klar. Bei weitgehender Differenzierung kann man die körnchenförmigen Anschwellungen allein gefärbt erhalten, ohne fadenförmige Elemente, die die Verbindung herstellen. Interessant sind die Bilder von *Gloeocapsa aeruginea*, besonders Fig. 11 und 12, wo man sieht, daß der Faden der central substance nicht etwa alle Wände der Endoplasten umfaßt; das Netz der Wände der „Vakuolen“ ist hier viel engmaschiger als die Fadenwindungen. Die Interpretation dieses sonderbaren Gebildes als unorganisiertes Chromatin erscheint mir verfrüht. Vorläufig ist seine Morphologie noch nicht klar.

Man muß sich hüten zu glauben, daß eine Blaualgenzelle immer das Bild bietet, das HAUPT von ihr entwirft. Es ist dies ebensowenig der Fall wie bei den Bildern der früheren Autoren. Trotzdem ist die Ver-

schiedenheit nur eine scheinbare, die (abgesehen von den verschiedenen Untersuchungsmethoden) durch Ernährungsverhältnisse bedingt ist. Die tatsächlichen Unterschiede zwischen verschiedenen Gattungen sind sehr gering und es ist verfehlt, phylogenetische Typen aufzustellen, wenn man noch nicht weiß, was integrierende Bestandteile der Zelle und was bloß Stoffwechselprodukte sind. Man muß sich vorstellen, welche heillose Verwirrung entstünde, wenn man den Kern der Chlorophyceen noch nicht unterscheiden könnte und nun phylogenetisch-cytologische Reihen nach irgendwelchen gefärbten Substanzen des Zellinnern aufstellen würde. Es ist charakteristisch, daß alle Autoren, die sich intensiv mit dem Studium vieler Formen befaßt haben, bei allen den gleichen Bau gefunden haben. Ich meine, es muß die Aufgabe der nächsten Zeit sein, die verschiedenen Angaben der Autoren miteinander in Einklang zu bringen und das allen Formen Gemeinsame aufzufinden. Wie interessant wäre es gewesen, wenn es HAUPT nicht aufgegeben hätte, die „Zentralkörner“ zu finden und nicht bloß etwas Neues geschildert, sondern dieses Neue in Einklang mit alten Beobachtungen gebracht hätte. BAUMGÄRTEL, der sich zuletzt die Mühe genommen hat, die verschiedenen Angaben der Autoren miteinander in Einklang zu bringen, ist in mancher Beziehung einseitig vorgegangen. So hat er den „Chromidialapparat“ GUILLIERMOND's und die „Chromosomen“ KOHL's zu wegwerfend behandelt, weil sie eben nicht in sein Schema paßten. Durch die Arbeit von HAUPT wird an die Existenz der diesen Strukturen zugrunde liegenden Substanz erinnert. So gibt die Arbeit Anregung zur Untersuchung einer ganzen Reihe von Fragen. — Ich habe so eingehend über diese Arbeit gesprochen, weil man nicht genug vorsichtig in der Hinnahme von cytologischen Befunden an Blaualgen sein kann und sich hüten muß, an sich richtig beobachtete Tatsachen schon als eine Lösung der ganzen Probleme anzusehen. L. GEITLER, Wien.

Mabel L. Merriman: Studies in the conjugation of *Spirogyra ternata* Bulletin of the Torrey Botanical Club Vol. 47 p. 9—20 1920.

An einem in den Jahren 1916—17 aufgesammelten Material von *Spirogyra ternata*, das im Herbst dieser Jahre copulierte, hat die Verf. eingehende Untersuchungen über die Verkrümmungen der Fadenpaare und die Anlage der Copulationspapillen vorgenommen. Es erschien ihr nämlich möglich, daß die Verkrümmungen der Fäden, wobei der weibliche Faden stets außen lag, von dem Grad der Anschwellung der einzelnen Zellen abhängen könnte, nicht jedoch vom Vorgang der Zygotenbildung. Nebenher hoffte sie auch auf Klarstellung weiterer Copulationserscheinungen, besonders der Copulationspapillenbildung.

Diese vermutete Beziehung zwischen der Intensität der Zellanschwellung (amount of tumidity of the cells) und der der Faden- bzw. der Fadenpaarverkrümmungen (degree of curvature) suchte sie dadurch festzustellen, daß sie einerseits die Länge der zusammengehörigen Fadenstücke, andererseits die Länge von zusammengehörigen Zellen auf der Außen- und Innenseite maß. Die erhaltenen Werte stellte sie in Tabellen zusammen. Aus dem Vergleich der Zellängen auf der Copulations- und der gegenüberliegenden Seite scheint ihr deutlich das Bestreben hervorzugehen, die

Zellänge der männlichen Zelle auf der Copulationsseite zu vergrößern, während die analog liegende Zellseite der weiblichen Zelle keine Verlängerung oder sogar eine Verkürzung aufweist. Darin sieht sie den Ausdruck einer größeren Aktivität der männlichen Zelle. Diese Zellveränderungen erfolgen kurz vor oder während des Copulationsvorganges. Die Verschiedenheit der Seitenlängen der Zellen ist nach Ansicht der Verf. die Folge des Anschwellungsgrades und dieser wiederum der Ausdruck der Verschiedenartigkeit der Metabolie der Sexualzellen.

Inwieweit die hier mitgeteilten Schlußfolgerungen zu Recht bestehen, soll hier nicht im einzelnen untersucht sein, da Ref. in kürzester Zeit eine eingehende Behandlung des Copulationsvorganges in dieser Zeitschrift vornehmen wird. Vorgreifend sei hier über das Zustandekommen der Fadenpaarverkrümmungen nur soviel bemerkt, daß von Merriman einige Erscheinungen nicht berücksicht wurden, die für den ursächlichen Zusammenhang der einzelnen Teilerscheinungen von Bedeutung sind; so das Verklebtsein der Fäden im Anfangsstadium der Copulation, das verschieden stark erfolgende und verschieden lang andauernde Längenwachstum der copulierenden und nicht copulierenden Zellen eines Fadenpaares. Merriman hat auf Grund von Messungen der momentanen Gestalt der Zellen und Fäden auf größere Aktivität der männlichen Zellen geschlossen, ohne sich vorher Klarheit darüber zu verschaffen, wie sich das „normale“ Zellenwachstum der beiden Partner zueinander verhält. Sowohl die Verkrümmung der Fadenpaare als auch die Anlage der Copulationspapillen wird wohl nur richtig verständlich, wenn die beiden obengenannten Teilerscheinungen genetisch verfolgt werden. Czurda, Prag.

Mabel L. Merriman; A new species of *Spirogyra* with unusual arrangement of the chromatophores. Amer. Journ. of Botany Vol. 9 p. 283 bis 284, 1922.

Die Verf. fand in aus der Natur stammenden Spirogyrenwatten im Herbst 1920 und in dem folgenden Frühjahr neben copulierenden Fäden einer Spezies, die sie als *Spirogyra crassa* bezeichnet, andere copulierende Fadenpaare. Diese Form unterschied sich von der *Spirogyra crassa* durch viel kleinere Zygoten und durch parallele Anordnung der schmalen Chromatophoren in den vegetativen Zellen. Sie hält sie für eine neu beobachtete Form und bezeichnet sie als *Spirogyra rectispira*. Gleichzeitig ist eine Beschreibung beigeschlossen.

Was zunächst das Verhalten der Chromatophoren anbelangt, so ist der Ref. auf Grund seiner bisherigen Studien der Gattung *Spirogyra* hinsichtlich des Vorkommens und der Bedeutung dieser Chromatophorenveränderungen anderer Ansicht. Diese Erscheinung ist, soweit der Ref. die ganze Gattung zu überblicken vermag, nicht für eine bestimmte Spezies charakteristisch, sondern sie läßt sich an den dickeren Spezies mit ausgesprochen flach-linsenförmigem Kern in gewissen physiologischen Zuständen der Zellen, die nicht mehr als normal vegetativ oder normal copulierend geltend können, regelmäßig feststellen (*Spirogyra majuscula* und *Spirogyra maxima*). Die eigentümlichen Chromatophorenverlagerungen („relaxation“), die von der Verf. an Zellen copulierender Fäden, welche die Copulation

nicht durchführten, beobachtet wurden, sind nicht zu den normalen Erscheinungen einer vegetativen Zelle zu zählen, wie es in dieser Arbeit geschieht, sondern zu den eigentümlichen Veränderungen, welche an den die Copulation nicht durchführenden Zellen der verschiedenen Spezies allgemein zu beobachten sind. Dabei sind diese Veränderungen für jede Spezies recht charakteristisch. Daß diese aber „abnormaler" Natur sind, geht daraus hervor, daß die betreffenden Zellen, soweit bisher bekannt, allgemein in relativ kurzer Zeit zugrunde gehen. Ein näheres Eingehen erübrigt sich hier, da in allernächster Zeit vom Ref. eine ausführliche Behandlung der Copulationserscheinungen in dieser Zeitschrift erfolgen wird. Nach dem Angeführten ist zu ersehen, daß diese Erscheinung keinesfalls als Spezieskennzeichen gelten kann. Hinzugefügt sei noch, daß die Chromatophorenverlagerungen auch an Speziesreinkulturen beobachtet werden können, sobald das Material in bestimmte künstliche Nährmedien gebracht wird.

Damit erscheint auch die Aufstellung einer neuen Spezies als nicht gesichert.

Wie schon seinerzeit betont wurde (Czurda, Arch. f. Protistenk. Bd. 45 1922), bedarf die ganze Gattung *Spirogyra* einer gründlichen Durchsicht und systematischer Neubearbeitung auf Grund von Speziesreinkulturen. So werden beispielsweise in der Literatur verschiedene Spezies unter einem Namen, eine Spezies unter mehreren Namen geführt. Hier soll nur in Kürze darauf hingewiesen werden, daß die in der Mitteilung von Merriman als *Spirogyra crassa* bezeichnete Spezies (mit mehr rundlichem Kern) von den früheren Autoren als *Spirogyra nitida* oder *setiformis* bezeichnet wurde, wogegen der Name *Spirogyra crassa* für eine Spezies mit flach-linsenförmigem Kern verwendet wurde. Da sich die beiden Spezies auch ernährungsphysiologisch etwas unterscheiden, so kann diese verschiedene Bezeichnung zu weiteren Verwirrungen Anlaß geben.

Czurda, Prag.

Über die Kernteilung und die Vielkernigkeit und über die Beziehungen zwischen Epiphytismus und Kernzahl bei *Rhizoclonium hieroglyphicum* Kütz.

(Zur Cytologie der Chlorophyten. III.)

Von
Franz Peterschilka.

(Hierzu Tafel 13 und 5 Textfiguren.)

Die formenreiche, untersuchte Alge gehört zu den cytologisch wenig bekannten Arten der Cladophoraceen und kommt im Süßwasser ziemlich häufig vor. Die einzelnen Angaben über einen primitiven Bau und primitive Teilung des Kerns (Carter u. Němec bei *Cladophora*, centriolartige Gebilde bei *Rhizoclonium* nach Wille (1887)) u. a. veranlaßten nachstehende Untersuchung.

Das Material lieferten der Elodea-Tümpel unseres botanischen Gartens und das große Wasserbecken des Baumgartens bei Prag Beide Standorte zeigten eine völlig unverzweigte, nicht gebogene, rhizoidlose Form, deren Fäden meist 22,5 μ dick und mehrere Zentimeter bis $^1/_2$ m lang sind und saftgrüne, freischwimmende Watten bilden.

Die Membran ist meist 2 μ dick und zeigt nach Färbung mit Neutralrot (3 Tropfen 2 proz. wässeriger Lösung auf ein Uhrglas) deutlich 3 Schichten, also denselben Bau wie die von *Cladophora.* Die äußerste Schichte, die den ganzen Faden entlang zieht, hebt sich nach Zusatz von wässerigem Jodjodkalium stellenweise von

ihrer Unterlage ab, wobei zwischen ihr und der darauffolgenden zweiten Schichte Bläschen oder Tröpfchen auftreten, die auf einen Lösungsprozeß schließen lassen. Dieser Konnex muß an den Quermembranen größer sein, da sie sich dort nur selten ablöst. Auf diese Cuticula oder Decklamelle folgt eine wenigstens zwei Zellen umfassende mittlere Schichte, die der dritten und eigentlichen Zellschichte aufliegt. Häufig treten zwischen der mittleren und inneren Schichte, und zwar in der mittleren entstehend, kleine rundliche Gebilde auf, die, die Zellschichte vor sich herschiebend, eine ringförmige Querwandbildung inaugurieren. Über diese in den Zellen oft zu mehreren auftretenden Membrangebilde bin ich mir noch nicht klar. Sie scheinen in einigen Fällen Bedeutung für die kausale Erklärung der Entstehung von vielkernigen Zellen zu erlangen.

Längs der Innenseite der Membran verläuft ein Protoplasmabelag, der den Chromatophor (Taf. 13 Fig. 1) umhüllt. Dieser ist ein wandständiger, mehrfach durchbrochener Cylindermantel, in dem je nach der Zellgröße zahlreiche (5—50) Pyrenoide dispers verteilt sind und ähnelt sehr dem von *Cladophora*, wie ihn Schmitz (1882) zeichnete. Während der Chromatophor in jugendlichen Zellen fast zusammenhängend ist, tritt mit einer Streckung beim Wachstum in älteren Zellen an ihm eine mehrfache Zerklüftung auf, wobei zu beobachten ist, daß die Pyrenoide den Knotenpunkt der dabei entstehenden Netzmaschen bilden. Stränge des Chromatophors durchsetzen auch das Zellinnere (Fig. 20, 21) und führen hier größere Pyrenoide, eine Tatsache, die schon Carter feststellte und mit der hier gegebenen größeren Ausdehnungsmöglichkeit zu erklären sucht.

Der Innenseite des Chromatophors liegen, umgeben von Protoplasma, ein bis mehrere Kerne in regelmäßigen Abständen an. Schon bei Zusatz von Jodjodkalium sind sie als hellgelbe Kugeln mit Membran, Chromatingerüst und einem meist exzentrisch gelegenen Nucleolus sichtbar. Diese Lage der Kerne ist die normale. Schmitz, der Entdecker der Vielkernigkeit bei den Siphonocladialen, sah sie niemals im Zellumen liegen, während Carter sie auch dort fand. Letztere Angabe erklärt sich wohl damit, daß, wie später noch gezeigt werden wird, die Kernlage nicht fixiert ist und daß insbesondere bei der Mitose die Kerne durch das Zellumen wandern und dabei vorübergehend im Innern suspendiert sein können. Nach Carter wären die Kerne auch in den Chromatophor bei *Cladophora* und *Chaetomorpha* eingesenkt, was ich aber bei *Rhizochlonium* nicht fand.

Methode.

Für die cytologische Untersuchung wurde Material am Standorte in Zwischenräumen von 2 Stunden am Tage und 1 Stunde bei Nacht mit 1,5 proz. Chromessigsäure 24 Stunden lang fixiert und mit modifizierten Weigert-[1]) und Heidenhain-Hämatoxylin gefärbt. Schnitte wurden nach Chloroform-Paraffineinbettung mit Safranin-Lichtgrün und Hämatoxylin-Eosin tingiert.

Es wurden auch Rohkulturen angelegt, die die Freikulturen von Brand (1898) nicht nötig machten. Anfangs wurde hierzu noch Wasser vom Standorte verwendet, später aber die Kultur ausschließlich mit Leitungswasser gespeist, ohne daß sie sichtliche Störungen erlitt. Die Alge vegetierte sogar den Winter über, ohne irgendwelche Erschöpfungen zu zeigen. Schwärmer wurden nicht gebildet.

Kern und Kernteilung.

Der Ruhekern (Taf. 13 Fig. 2) weicht in seinem Bau von dem der höheren Chlorophyceen (*Oedogonium, Draparnaldia, Stigeoclonium* u. a.) nicht ab. Er ist kugelig bis linsenförmig, nur in seltenen Fällen besitzt er abnorme, länglich-elliptische, spindelförmige und dreieckige Gestalt (Fig. 3). Diese abnormen Kerne besaßen fast nie einen Nucleolus, eine Tatsache, die nicht allein auf Metabolie und Polymorphie des Kernes, sondern in erster Linie auf Giftwirkung zurückzuführen ist; die augenscheinliche Hypertrophie des Kernes im Zusammenhange mit dem Nucleolusschwund weisen darauf hin. Daß diese Alge besonders empfindlich ist gegen fremde Stoffe, wird weiter unten noch dargelegt werden.

Gegen das Plasma ist der Kern durch eine deutliche Membran abgegrenzt. Sein Durchmesser beträgt 4,5—6 μ. Das Chromatingerüst ist gut entwickelt und scheint oft spiralig um den Nucleolus angeordnet zu sein. Diese Anordnung, die auch in anderen Algenkernen gefunden wurde, dürfte nicht immer ein Übergangsstadium zur Prophase sein. Der Nucleolus besitzt runde bis längliche Gestalt und ist je nach Färbungsmethode chromatischer als das Chromatin. Sein Durchmesser beträgt 1,5 μ. In seltenen Fällen wiesen Kerne zwei kleinere Nucleolen auf, jedoch waren solche Kerne nicht größer als die anderen Kerne derselben Zelle. Bei der Kernteilung schwindet der Nucleolus.

Carter's Angaben, das Kernnetzwerk enthalte praktisch gar kein Chromatin, ist mir völlig unverständlich. Gerade die Kerne

[1]) Siehe Arch. f. Protistenk. Bd. 45 p. 153.

der Siphonocladialen, die ich nicht nur bei *Rhizoclonium*, sondern auch bei *Cladophora* und *Chaetomorpha* zu studieren Gelegenheit hatte, sind Typen von „normal“ gebauten Kernen mit ausgesprochenem Chromatingerüst, aus dem die Chromosomen gebildet werden. Für den Nucleolus mit CARTER das Wort Caryosom anzuwenden, ist irreführend, außerdem sollen sie nach dieser Autorin in Ein- oder Mehrzahl vorkommen. Diese Gebilde sind bei *Rhizoclonium* echte Nucleolen. Nur bei einer *Cladophora glomerata* gelang mir eine teilweise Bestätigung der NĚMEC'schen Angabe über die Persistenz des Nucleolus, die äußerlich auf eine Caryosomnatur schließen lassen würde. Letzterer Teilungstypus ist jedoch keineswegs immer vorhanden, sondern es löst sich auch bei *Cladophora* in ein und derselben Zelle der Nucleolus während der Teilung des Kernes auf. Es hängt dies sicherlich mit der Dauer der Kernteilung zusammen; erfolgt diese bei üppiger Vegetation sehr rasch, so ist der Nucleolus persistent, bei längerer Dauer verschwindet er ganz. Von Interesse ist die nicht gerade selten zu beobachtende selbständige Teilung des Nucleolus innerhalb des Ruhekernes bei *Cladophora*; er streckt sich in die Länge und teilt sich biskuitförmig in zwei Tochternucleolen, die noch durch einen Faserschlauch verbunden sind. Es scheint, als hätte der Nucleolus seine „Reife“ noch vor der des Chromatins erreicht. Die innige Wechselwirkung zwischen den Substanzen des Kernes, die in der Annahme einer Hormonenwirkung bei der chemischen Umwandlung dieser Stoffe einen Ausdruck findet, ist daraus ersichtlich, daß sich solche Kerne mit selbständig sich teilendem Nucleolus vorübergehend etwas einschnüren, als ob sie sich zu einer direkten Teilung anschicken wollten. Es wäre nicht ausgeschlossen, daß dann erst die Chromosomendifferenzierung folgt und es so kommt, daß in vielen Teilungsbildern keine Nucleodesmose eines persistenten Nucleolus sichtbar wäre. Diese Erklärung ist aber in den allerwenigsten Fällen zutreffend; in vielen Bildern war bestimmt kein Nucleolus mehr auf dem Spindelstadium vorhanden, so daß die Befunde von NĚMEC nicht verallgemeinert werden dürfen.[1] Nach CARTER, die übrigens die NĚMEC'sche Arbeit nicht kannte, schwinden die Nucleolen bei allen Cladophoraceen gänzlich.

Sich zur Teilung anschickende Kerne (Fig. 4—6) färben sich intensiver und nehmen unter Oberflächenvergrößerung sehr bald eine längliche Gestalt an (7—9 μ). Die spiralige Anordnung des

[1]) Auf die soeben erschienene Arbeit B. SCHUSSNIG'S: Die Kernteilung bei *Cladophora glomerata*, Österr. bot. Zeitschr. 1923, die viel Neues bringt, kann ich hier nicht mehr eingehen.

Kerngerüstes wird deutlicher, die Chromatinpartikelchen verschmelzen und so entsteht ein ausgesprochenes Spirem (Fig. 6), in dessen Band die Chromatinmasse gleichmäßig verteilt zu werden scheint. Der Nucleolus löst sich, bevor noch alle seitlichen Brücken des Gerüstes verschwunden sind. Seine Chromasie läßt schon bei den ersten Anzeichen der Teilung nach, er wird unregelmäßig und wird nach und nach abgebaut. Das Spirem zeigt im weiteren Verlaufe an einigen Stellen Verdickungen, die immer mehr wachsen, bis schließlich eine größere Anzahl von Chromatinballen resultieren. Es scheint, als ob eine Zeitlang 18 Körper gebildet würden, die ich zuerst als „Prochromosomen" ansah. Im weiteren Verlaufe resultierten aber stets ca. 30 Chromosomen, so daß diese Gebilde sich wieder geteilt und umgeformt haben mußten. Der Kern besitzt auf diesem Stadium nierenförmige Gestalt (Fig. 8), was nach Heuser's Beobachtungen an höheren Pflanzen auf polarer Depression beruht, die entsteht, weil die wandständigen Segmente der Anlage den zentralen in ihrer Bewegung vorauseilen und freiliegen. Ob auch hier die exzentrische Lage des Kernkörperchens das Polfeld bestimmt, wie Strasburger (1888) meint, ist nicht mit Sicherheit nachweisbar, jedoch ist mit einiger Wahrscheinlichkeit zu sagen, daß die spiralige Anordnung des Netzes um den Nucleolus wohl auf der Konstanz des Polfeldes beruht und die Spirembildung ins Werk setzt.

Die Chromosomen ordnen sich zum sehr selten auffindbaren Aster (Fig. 12) und teilen sich längs. Die Membran bleibt erhalten. Es entstehen im Kern Spindelfasern und häufig sammelt sich färbbare Substanz gegen die Pole zu an. Von Centriolen, wie sie Wille für *Rhizoclorium riparium* als möglich und Fairschild für *Valonia* als tatsächlich angibt, ist nichts zu bemerken. Die Spindel ist auch nicht spitz. Die Chromosomen rücken gegen die Pole auseinander und dehnen die Kernmembran zu einem längeren oder kürzeren Schlauch aus, in dessen Innern noch fein punktierte Fasern sichtbar sind (Fig. 9—16). Dieser Verbindungsschlauch verläuft niemals parallel der Längsachse der Zelle, sondern der eine Tochterkern wandert selbst in einkernigen Zellen durch das Zellumen auf die entgegengesetzte Seite (Fig. 19, 30), wobei aber nicht immer der Verlauf der Protoplasmastränge das richtunggebende Moment sein muß. Diese Repulsion der Tochterkerne erfolgt gesetzmäßig und richtet sich in erster Linie nach der Lage des Polfeldes, das während des ganzen Kernteilungsverlaufes fixiert vorhanden zu sein scheint; denn die Richtung des Schlauches ist den Spiremwindungen parallel, d. h. der nierenförmige Kern, der seine Gestalt durch Streckung in

der zum Polfeld normalen Achse erhalten hatte, ändert nach Ausbildung des Spirems seine Streckungstendenz normal zur ersten. Die Lage des Polfeldes zeigt die mittelste (äquatoriale) Spiremwindung an. Nach Ausbildung der Chromosomen hat sich bereits dem ersten gegenüber ein zweites Feld individualisiert und die Pole der gestreckten Spindel repräsentieren auch die beiden Polfelder. Auf sie ziehen sich die Chromosomen zurück und wiederum ist zu bemerken, daß sich das Tochterkernspirem wie früher das Mutterkernspirem von der Mitte aus bildet und die äquatoriale Windung als erste angelegt wird (Fig. 13). Bei langem Kernschlauch ist dabei gut zu sehen, daß die Spirembildung im repulsierten Tochterkern später einsetzt als im repulsierenden, so daß man also allgemein sagen kann, daß in diesen polyenergiden Zellen niemals gleichalterige Kerne, nicht einmal gleichwertige Tochterkerne vorkommen können. Dieser Umstand scheint für die Teilungsfolge, die sicherlich von vielen komplizierten Bedingungen abhängt, nicht ohne Bedeutung zu sein. Aber noch eine wichtige Tatsache kann man von den Teilungsbildern ablesen. Es zeigt sich eindeutig bei der Spirembildung, daß man die Tochterkerne nie von derselben Seite sieht; den einen von der Seite, den anderen von oben oder unten, auch wenn beide in derselben Einstellungsebene liegen. Öfters ist auch der Kernschlauch wie nach einer Windung gefaltet. Die beiden Kerne haben also eine Wendung durchgemacht, insbesondere der repulsierte bei seiner Verschiebung (Fig. 13). Mit dieser größeren oder kleineren Wendung wurde aber auch das Polfeld aus seiner Richtungslage gebracht und so kommt es, daß diese Kerne sich niemals wieder in genau derselben Richtung, aus der sie kamen oder in die sie repulsierten, teilen können. Dieser Umstand scheint in erster Linie eine disperse Verteilung der Kerne in der Zelle zu gewährleisten, die auffallend gesetzmäßige Anordnung der Kerne an der Innenseite des Chlorophors folgt aber sicherlich noch anderen Gesetzen, besonders wohl physiologischem Bedürfnis. Auf diese Verteilung wird weiter unten noch eingegangen werden.

Die Einwände, die auf Grund von Untersuchungen an höheren Pflanzen gegen das Vorhandensein von Polfeldern gemacht wurden (S. Tischler), sind für die Algen nicht stichhaltig, wofür vorläufig folgendes angeführt sein mag: Bei den Chlorophyceen tritt sowohl bei der Teilung als auch bei der Keimung nicht nur eine Polarität des Kernes, sondern auch der ganzen Zelle als Richtungsfaktor in Erscheinung. Am ausgeprägtesten ist sie bei Flagellaten und

Schwärmern, was hier durch das Vorhandensein von lokomotorischen Komponenten leicht verständlich wird. Die Polarität findet sich auch bei monergiden, fädigen Chlorophyceen wieder, wie mir schon vor 4 Jahren an *Ulothrix* abzulesen gelang. Bei den polyenergiden, wie z. B. bei *Rhizoclonium*, ist der Zusammenhang zwischen Kern- und Zellpolarität geschwunden, da selbst in einkernigen Zellen der Diaster sowohl zur Längs- als auch zur Querachse schief steht (s. S. 334). Im Schwärmer muß er wieder gegeben sein, was uns *Cladophora* zeigen kann, obwohl ich bei den Schwärmern dieser Art und auch bei *Chaetomorpha* keinen Unterschied im Bau der Zellkerne gegenüber den Schwärmerkernen finden konnte, was meine Vermutung, hier den primitiven Flagellatenkern mit Caryosom, farbloser Kernsaftzone und Centriol wiederzufinden, entkräftete. Es wäre auch möglich, daß die Schwärmer der Siphonocladialen den Typus der Caryosomkerne mit generativem Außenkern repräsentierten, worüber Untersuchungen bereit sim Gange sind. Bei unserem *Rhizoclonium* ist ein Vorkommen von Schwärmern noch fraglich; wo solche gemeldet wurden, kann es sich um *Cladophora* handeln, wie ja die Abgrenzung dieser Gattung gegen *Cladophora* in manchen Fällen sehr schwierig ist. Bei anderen Arten wurden gelegentlich Schwärmer gesehen.

Mag der Verlust des Zusammenwirkens zwischen Kern- und Zellpolarität kurz nach der Keimung, also bei Erreichen der Vielkernigkeit, für die Siphonocladiales charakteristisch sein, so kann ich als bestes Beispiel für die Beibehaltung bei monergiden Chlorophyceen *Ulothrix* anführen. Bei fast 5jährigem Studium dieser Alge gewann ich immer mehr den Eindruck, daß es sich hier um eine Fadenform handle, die mit anderen Fadenalgen nur den „Faden“ als gemeinsames Merkmal besitze, sonst aber wohl unter allen fädigen Chlorophyceen den innigsten Zusammenhang mit den grünen Flagellaten resp. Protococcalen aufweise: sie ist sozusagen eine Kolonie von „eingesperrten“ Flagellaten (Oltmanns) in fortgeschrittener, fädiger Form, bei der die Einzelindividuen entsprechend umgebildet sind, was schon Goebel vermutete. In einer Arbeit [1]) vom August 1921 schrieb ich: „Der Begriff „fädige Kolonie“ beinhaltet also für beide (sc. *Ulothrix* und *Mougeotia*) bloß ein äußerliches Merkmal, der innere Zusammenhang dürfte durch die Entwicklung gegeben sein.“ Im Zu-

---

[1]) „Über die vegetative und propagative Kernteilung von *Ulothrix zonata* Kütz.“ Die Arbeit wird 1924 erscheinen.

sammenhange mit den Flagellaten wird die Polarität hier durch das Vorhandensein von einem Centriol im Kern dokumentiert. Für die Polaritätsfrage — erst das Studium an diesem Objekte und an *Rhizoclonium* brachte mich auf das Vorhandensein einer bis dahin als widerlegt geltenden Polarität — ist weiter das Verhalten der Teilungsprodukte der *Ulothrix*-Zelle wichtig. War schon ein Schwanken der Spindel um die Teilungsachse zu bemerken, so wichen die Tochterkerne vorherrschend schief auseinander, wobei sich der gesamte Zellinhalt, also die beiden Teilungsprodukte, drehte. Der Chlorophor schien sich unter Abrundung der Ecken etwas kontrahiert zu haben. Niemals hatte ich solche Drehungen bei *Rhizoclonium*, *Cladophora* und *Mougeotia* gesehen, wenn auch bei ersterem Objekte die schiefe Spindel oder besser der schiefe Spindelschlauch in einkernigen Zellen besonders eindringlich zur Erklärung mahnte. Hier (*Rhizoclonium*) führte mich der nierenförmige Prophasekern, der in der Literatur als Charakteristikum für polige Kerne angeführt wurde, auf die alte Lehre, die mir das Verständnis vieler Vorgänge ungemein erleichterte.

Für *Ulothrix* war die Polarität erst nach den cytologischen Funden gegeben. Sie tritt am besten bei der Schwärmerbildung und Keimung in Erscheinung. Abgesehen davon, daß die Abstoßung des Basalkornes I. Ordnung vom Centriol bei zwei Teilungsprodukten nach einer Richtung erfolgt und zwar von einem Spindelcentriol früher als vom anderen, wodurch etwas ungleichaltrige Schwärmer entstehen, haben die Macrozoosporen eine andere Keimungsweise als die Microzoosporen, wie schon Klebs berichtete: Die letzteren keimen, indem sie sich mit dem Geißelpole festsetzen, die ersteren dagegen mit der Seite — für die Polaritätsfrage äußerst wichtige Momente. Ich führe aus meiner genannten Arbeit nur folgendes an: „Der Schwärmer legt sich mit seiner Längsachse parallel an das Substrat und wölbt sich in entgegengesetzter Richtung vor. Geschieht keine Umlagerung der Polarität der Zelle, so teilt sich der Schwärmer längs, um einen Faden bilden zu können. Die Längsachse des Fadens wäre dann die Verlängerung der Querachse des Schwärmers. Nach Klebs' Beschreibung scheint aber eine Umlagerung (Stigmawanderung!) analog der Kerndrehung bei *Oxyrrhis* u. a. stattzufinden, so daß die Längsachse des Fadens der Längsachse der Mutterzelle entspricht. Anschaulicher wird dies, wenn wir uns beim Keimungsprozeß eine Drehung der Spindel um 90° vorstellen. Diese gänzlich hypothetische Annahme einer Drehspindel für die wohl stattfindende Kerndrehung gestattet auch, die Keimungsweise der Microzoosporen zu verstehen, wo eben von vorn-

herein die Polarität in dieser Richtung gegeben zu sein scheint. Da die Macrozoosporen den ursprünglichen Typus darstellen (Pascher, Oltmanns) und den vermutlichen Vorläufern von *Ulothrix* noch am ähnlichsten sind (Heering), können wir weiter annehmen, daß die ursprüngliche Längsteilung der Vorfahren sich allmählich in Querteilung umgewandelt hat und fix erreicht wurde bei der Umwandlung der 4geißeligen in 2geißelige Schwärmer."

Mit diesen Darlegungen hoffe ich vorläufig meine Annahmen bezüglich der Polarität genügend gerechtfertigt zu haben.[1])

Nach dieser Abschweifung kehren wir zu *Rhizoclonium* zurück. Ist der Verbindungsschlauch, den schon Schmitz bei *Valonia, Siphonocladus* u. a. beschreibt, kurz, so ziehen sich bei der Teilung die Hälften — wie bei 2 Tropfen — auf die Tochterkerne zurück (Fig. 7, 10) und geben so die neue Membran ab, während bei längerer Bildung die Tochterkerne nur den näheren Teil an sich ziehen und der Rest der Mitte resorbiert wird. Daraus erklären sich die Divergenzen zwischen Schmitz und Fairschild bezüglich *Valonia*; der erstere gibt an, daß der Schlauch in jedem Falle resorbiert werde, während Fairschild eine Resorption überhaupt in Abrede stellt.

Der Nucleolus tritt in den Tochterkernen wieder auf, sobald der rückläufige Prozeß bis zur Ausbildung des Reticulums gelangt ist. Er liegt exzentrisch und dem Polfeld genähert. Die jungen Kerne erreichen sehr bald die Größe des Ruhekernes und ordnen sich ganz in das „Kernverteilungsnetz" innerhalb der Zelle ein. Dieses Netz ist keineswegs starr über den Chlorophor ausgebreitet, sondern verschiebt sich bei Anreicherung von Zellkernen in bestimmtem Sinne, wodurch wiederum ein gleichmäßiger Abstand der Kerne voneinander erreicht wird.

Die Zellteilung ist nur bei einkernigen Zellen mit der Kernteilung gekoppelt, während ihre Auslösung bei mehrkernigen nicht mehr direkt mit der Kernvermehrung in Verbindung zu bringen ist. Die neue Querwand bildet sich fast ausnahmslos in der Mitte der Zelle, die sie normalerweise senkrecht zur Längsachse durchschnürt. Hin und wieder wird sie auch etwas schief angelegt. In einigen Fällen (wohl pathologischen oder hervorgerufen durch die eingangs erwähnten Membrangebilde) können auch in Zellen mit besonders vielen Kernen an mehreren Stellen zugleich Ringbildungen auftreten, unter denen aber die mittlere sich am schnellsten entwickelt, da

[1]) W. Zimmermann hat inzwischen durch seine Arbeit: Neue einzellige Helgoländer Meeresalgen, Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 41 1923, an anderen Objekten die Bedeutung der Polarität für die phylogenetische Auswertung gezeigt.

sie im optischen Querschnitt meist doppelseitig und nicht wie die anderen einseitig angelegt wird. Letztere werden dann rückgebildet. Der Zellteilungsprozeß verläuft wie bei *Cladophora*, wo er besonders von Strasburger und Brand eingehend verfolgt wurde, so daß es sich hier erübrigt, nochmals darauf einzugehen.

Das „Prinzip der rechtwinkligen Schneidung“ wird offensichtlich bei der Teilung der einkernigen Zelle durchbrochen. Der Kern liegt auch hier dem Chlorophor an und bei der Kernteilung wird der eine Tochterkern in schräger Richtung an die gegenüberliegende Chlorophorenwand repulsiert, so daß der Kernschlauch sowohl zur Längsachse als auch zur Querachse der Zelle schief verläuft. Trotzdem erfolgt die Querwandbildung senkrecht auf die Längsachse der Zelle zu und zerschnürt sozusagen die Spindel schief. Die Tochterkerne sind aber bereits frei, bevor noch die neue Querwand den Kernschlauch berühren könnte. Man sieht also schon hier das selbständige Mitwirken eines Faktors in Zellmembranwachstum, der auf dieser primären Stufe der Vielkernigkeit noch von den Teilungsfaktoren des Kernes ausgelöst wird, da die Membran während des Prophasestadiums des Kernes bereits eine seichte Einschnürung senkrecht zur Zellachse aufweist. Die schiefe Teilungsrichtung resp. die Ausbildung eines Kernschlauches scheint bei *Rhizoclonium* das erste äußerliche Moment zur Entstehung der Vielkernbildung und deren Ermöglichung gewesen zu sein, denn auch aus einkernigen Zellen können neben anderen Faktoren schon durch rasche Kernteilungen allein 2, 3 bis 4kernige Zellen entstehen. Die Kernspindeln haben eben nur sehr kurze Dauer, und da wir von chemischen Vorgängen bei diesen Prozessen noch gar nichts wissen, dürfte die Denkmöglichkeit: der Teilungsfaktor der Zelle habe sich besonders in der Mitte der Zellwand lokalisiert — wofür auch weiter unten stehende Befunde sprechen —, wo auch das intensivste Längenwachstum stattfindet, nicht abzuweisen sein, daß mit einem Herausrücken aus seiner Wirkungssphäre die Kernteilungsfaktoren eine ziemliche Selbständigkeit erfahren haben. Dieses Herausrücken wird eben durch die Schlauchbildung und rasche Teilung ermöglicht.

Der Kern in den monergiden Zellen hat dieselbe Größe wie die anderen in den vielkernigen Zellen und liegt in der Mitte der Zelle der einen Wand des Chlorophors an, er ist also, wie man nach verschiedenen Angaben glauben sollte, nicht größer, sondern absolut gleich; nur im Verhältnis zum Volum seiner Zelle ist er relativ größer.

In zweikernigen Zellen (Fig. 25) lassen die Kerne zwischen sich einen Abstand frei, der größer ist als ihre Entfernung von

der Querwand. Sobald dieser ein Maximum überschritten hat, teilen sich entweder beide Kerne fast gleichzeitig und die Zellteilung erfolgt darauf in der Mitte der Zelle oder es teilt sich ein Kern früher und dann kann es, wenn auch selten, vorkommen, daß die Zellteilung diesem genähert erfolgt (Fig. 23). Dieser Vorgang wurde einige Male in besonders langen zweikernigen Zellen beobachtet, also besteht auch hier immer noch eine gewisse gegenseitige Wechselwirkung zwischen Kern-, Plasma- und Membranchemismus. Von diesen zwei Kernen liegt der eine der oberen, der andere der unteren Innenseite des Chlorophors an, und zwar entspricht ihre optische Verbindungslinie der Längsachse der Zelle.

Kernzahl und Kernverteilung.

Was die Zahl der Zellkerne (Fig. 22—31) in einer Zelle anbelangt, so herrschten darüber bis vor kurzem noch irrige Meinungen. In einer Zeit, wo mir die Arbeit Miß Carter's noch nicht zur Verfügung stand, habe ich bereits diese Frage in meinem ersten Manuskripte, dessen Hauptzüge von Prof. Pascher damals in die Süßwasserflora übernommen wurde, in einer Tabelle dargelegt. Für vorliegende Arbeit wurde eine weitere Tabelle hergestellt, die hier angeschlossen ist.[1]) Es wurden möglichst lange Fäden ausgewählt.

Im allgemeinen ist die Zahl der Zellkerne variabel, was schon Brand und besonders Carter feststellten. Letztere meldet bis 24kernige Zellen; mir kamen bloß solche mit höchstens 19 Kernen unter. Die Kernzahl ist nicht einmal in den Zellen ein und desselben Fadens, also in Zellen mit genetischem Zusammenhange, konstant und hängt in erster Linie von dem Volumen der Zelle direkt ab — eine schon von anderen Algen, besonders von *Cladophora* her längst bekannte Korrelation. Nach Schmitz besitzt *Cladophora fracta* in ihren verschiedenen Zellen 4—15 oder 30—40 und 70—80 Kerne. Brand (1910) fand bei derselben Alge in sehr kurzen Zellen sehr dünner Fäden oft bloß 2 Kerne, bei der ungefähr 20 μ dicken var. *lacustris* in den langen Zellen nur einen ziemlich großen in der Zellmitte. Eine Zellteilung aber trete hier nur dann ein, wenn eine größere Anzahl von Kernen vorhanden wäre. Letzteres ist nun bei *Rhizoclonium* keineswegs der Fall, vielmehr tritt die Tendenz hervor, die einmal erreichte Kernzahl beizubehalten, und so kommt es, daß die gleiche Kernzahl in einer Flucht von Tochter-

[1]) Legende: ● = Kernteilung, ○ = Zellteilung, * = besetzt mit Epiphyten, $ZV = \pi r^2 h$, $KV = \frac{4}{3} \pi r^2$.

Fortlaufende Nr. der Zellen	Faden I Breite 14,25 μ			Faden II Breite 15 μ			Faden III Breite 15,75 μ			Faden IV Breite 16,5 μ			Faden V Breite 21 μ			Faden VI Breite 23,25 μ		
	Zell-länge	Kern-zahl	ZV : KV	Zell-länge	Kern-zahl	ZV : KV	Zell-länge	Kern-zahl	ZV : KV	Zell-länge	Kern-zahl	ZV : KV	Zell-länge	Kern-länge	ZV : KV	Zell-länge	Kern-zahl	ZV : KV
1	48 μ	2	146	63 μ	2	215	60 μ	2	222	40,5 μ	2	163	75 μ	3	330	142,5 μ	4	576
2	57	2	173	55,5	2		58,5	2	214	48	2	195	84	3	370	87	4	266
3	52,5	2		52,5	2		52,5	2	192	48,75	2		75	4	247	112,5	4	
4	55,5	2		55,5	2		*99	6	122	48	2		73,5	4		142,5	4	
5	52.5	2		63 ○	2	215	*52,5	3	128	39	2		73,5	3		156	6	421
6	67,5	2	203	48	2		*84	6	103	45	2	183	82,5	3		97,5	5	314
7	58,5	2	177	48	2		*73,5	3	180	82,5	4	167	87	4		90	3	486
8	60	2	183	52,5 ○	2	177	27	1	200	79,5	4		75	4		127,5	3	686
9	55,5	2		57	2	194	33	2	122	54	2	220	127,5	6	279	75	3	410
10	52,5	2		56,25	2		57	2	210	52,5	2	212	78	3		75	4	307
11	51	2		40,5	2	156	*63	4	116	48	2		82,5	3		120	4	490
12	52,5	2		40,5	2		*51	3	126	48	2		84	6		165	6	445
13	66	2		45,75	2		*75	2	277	48	2		123	6		75	3	410
14	49,5	2		37,5	2	126	*60	3	148	54	2	220	121,5	6		114	6	
15	51	2		42	2		*61,5	3	150	37,5	2	150	114	5		115,5	9	207
16	57	2		45	2		*90	4	166	52,5	2	212	127,5	6	279	109,5	6	
17	58,5	2		45	2		46,5	2	170	81	4		109,5	6		112,5	8	227
18	60	2	183	39	2		45	2	166	75	4	153	100,5	6	220	103,5	6	
19	58,5	2		43,5	2		52,5	2	192	33	2	134	105	6		90	5	292
20	49,5	2		37,5	2		49,5	2	181	51	2	208	111	6		147	5	484
21	69	2	216	46,5	2		42	2	155	40,5	2	163	91,5	6	194	165	8	
22	36	1	219	40,5	2	156	48	2	177	45	2	183	93	6		96	6	
23	33	1	200	42	2		48	2	177	54	2	220	93	6		82,5	5	
24	58,5 ○	2	177	40,5	2	156	73,5	2	270	55,5	2	224	*97,5	7	183	90	5	292
25	52,5	2		81	2	277	*105	4	194	55,5	2		99	6		157,5	9	282
26	49,5	2		30	1	205	*52,5	3		55,5	2		102	6		180	7	417
27	52,5	2		31,5	1		*90	4	166	37,5	2	150	109,5	6		187,5	6	
28	51	2		30	1	205	*82,5	2	303	48	2	195	142,5	10	187	93	5	
29	48	2		30	1	205	75	2	277	82,5	4	167	105	8		78	5	
30	58,5	2		36	1		34,5	2	125	54	2	220	114	8		75	4	304
31	33	1		37,5	1	252	36,5	2	133	51	2	208	84	8		138	11	
32	30	1	183	46,5	2		90	4	166	45	2	183	102	8		67,5	5	
33	63	2		33	2	112	67,5	2	248	52,5	2	212	75.5	4		105	6	
34	54	2		37,5	2		69	2	255	55,5	2	224	73,5	4		174	10	
35	52,5	2		33	2		57	2	210	58,5	2	236	111	6	244	102	7	
36	43,5	1		40,5	2		60	2	222	67,5	2	273	127,5	8	209	120	8	243
37	*75	2	228	30	1	205	63	2	233	118	4	240	96	6		153	6	354
38	*81	2	249	22,5	1	150	51	2	192	82,5	2	334	82,5	6		172,5	6	464
39	52,5	2		36	1		60	2	222	70,5	2	285	84	6		90	6	243

43	45	1	274	36	2	125	37,5	1	274	57	2		127,5 ○	6	279	127,5	6	
44	27	1	164	37,5	1	252	45	1	333	79,5	4	161	78	3	343	82,5	4	
45	40,5	1	244	30	1	205	37,5	1	274	78	4		120	4	396	84	6	
46	39	1		64,5	2		37 ●	1	274	67,5	2	273	*112,5 ●	5	317	84	6	
47	40,5	1	244	42	2		55 ○	2	203	69	2		100,5	4	330	75	3	410
48	34,5	1		30	2	102	60	2	222	63	2	257	78	4	257	93	5	
49	57	2		36	1	250	75 ○	2	277	63	2		112,5	4	368	84	8	
50	60	2	183	33	1	224	60	2	222	67,5	2	273	109,5	4		135	6	
51	67,5	2		57 ○	2	194	52,5	2	192	66	2		97,5	4		129	9	
52	58,5	2		34,5	1	232	67,5	2	248	66	2		96	4		165	7	
53	60	2	183	33	1	224	52	2	192	79,5	4	161	111	5	293	210	7	484
54	46,5	1	275	51	2		54	2	200	79	3	213	97,5	4		82,5	5	
55	43,5	1		45	2		60	2	222	42	2		75,5	4	228	100,5	5	324
56	34,5	1		39	2		*82,5	4	152	45	2	183	135 ○	8	223	102	4	
57	31,5	1		39	2		57	2	210	90	4	183	82,5	4		120	6	
58	42	1		37,5	2	126	54	2	200	75,5	4	153	82,5	4		100,5	6	
59	39	1		31,5	1		52,5	2	192	78	2		96 ○	8		105	8	
60	42	1		*82,5 ●	3	187	39	1	289	73,5	2		120 ○	8	198	102	7	
61	39,5	1		*84	2	285	40,5	1	296	84	4	171	99	4		135	8	
62	45	1	274	33	1	224	55,5 ○	2	203	82,5	4		97,5	4		100,5	6	270
63	39	1		34,5	1	232	67,5 ○	2	248	48	2	195	127,5	8		96	5	
64	37,5	1		33	1		69	2	255	49,5	2		150 ○	6	330	82,5	5	
65	42	1		28,5	1		*67,5	3	166	45	2	183	150	8	247	180	14	208
66	39	1		34,5	1	232	*97,5	3	339	45	2		151,5	8		82,5	5	
67	43,5	1		36	1		*100,5	8	93	79,5	4	161	90	3		115,5	5	
68	67,5	2	203	37,5	1	252	90	2	332	45	2		109,5	4	360	153	6	
69	61,5	2		27	1	180	67,5	2	248	45	2	183	129	4		81	5	
70	45 ●	1	277	31,5	1		67,5	2	248	49,5	2		*184,5	6	405	120	7	277
71	45	2	137	30	1	205	75 ○	2	277	48	2	195	*165 ●	5		154,5	6	416
72	52,5 ●	1		55,5	2		42	1	310	43,5	2		157,5	8	259			
73	31,5	1		51	2		33	1	244	45	2	183	90	6	198			
74	34,5	1		69 ○	2	235	37,5	1	274	43,5	2		108	6				
75	40,5	1	244	31,5	1		67,5	2	248	51	2	208	142,5	6				
76	73,5	2	223	30	1	205	97,5	2	248	91,5	4	185	148,5 ⊙	6	332			
77	60	2	183	54 ○	2	184	*72	4	133	90	4	183	96	4				
78	67,5	2		49,5 ○	2		*96	7	102	40,5	2	163	82,5	4				
79	76,5	2		45	2	151	*90	8	83	48	2	195	100,5	6	220			
80	90	2	274	36	2		67,5	2	248	37,5	2	150	135	6				
81	63	2		30	2	102	52,5	2	192	42	2		153 ○	9	224			
82	43,5	1		30	1	205	48	2	177	84	4	172	151,5 ○	8				
83	36	1		46,5	2		55,5	2	203	52,5	2	212	73,5	3	321			
84	40,5	1		55,5	2		54	1	400	55,5	2	224	90	4	297			
85	48	1	292	63	2	215	52,5	2	192	37,5	2	150	108	6				
86	55,5	2		51	2		52,5	2	192	39	2		135	6				
87	49,5	1		46,5	2		*90	3	245	40,5	2	183	150	6	330			

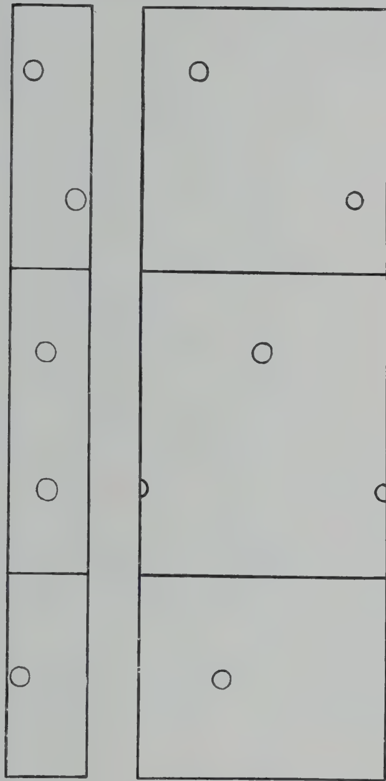
Fortlaufende Nr. der Zellen	Faden I Breite 14,25 μ			Faden II Breite 15 μ			Faden III Breite 15,75 μ			Faden IV Breite 16,5 μ			Faden V Breite 21 μ			Faden VI Breite 23,25 μ		
	Zell-länge	Kern-zahl	ZV : KV	Zell-länge	Kern-zahl	ZV : KV	Zell-länge	Kern-zahl	ZV : KV	Zell-länge	Kern-zahl	ZV : KV	Zell-länge	Kern-zahl	ZV : KV	Zell-länge	Kern-zahl	ZV : KV
88	46,5	2		49,5	2		*75	4	110	49,5	2		93	6				
89	52,5	1		61,5	2		*87	8	80	91,5	4	185	153	6				
90	52,5	1		49,5	2		*69	6	85	54	2	220	90	4	297			
91	43,5	1		45	2	151	75	2	277	58,5	2	236	91	4				
92	45	2	137	42	2		42	2	155	51	2	208	81	4				
93	46,5 ●	1		58,5	2		43,5	2	158	55,5	2	224	78	4	256			
94	*99	2	302	45	2		67,5 ○	2	248	49,5	2		82,5	4				
95	37,5	1		49,5	2		28,5	2	103	51	2	208	132 ○	8	165			
96	36	1		48	2		45	2	166	45,75	2	186	165 ○	7				
97	67,5	2		46,5	2		34,5	1	254	45	2	183	84	4	276			
98	67	2		48,75	2		37,5	1	274	48,75	2		63	4				
99	40,5	1		36	2		33	2	122	48	2	195	157,5 ○	8	259			
100	40,5	1		31,5	2		39	2	145	46,5	2		75,5	4				
101	75	2		33	2	112	*60	3	148	52,5	2	212	75	4	247			
102	45	1		57	2		*90	3	222	60	2		87	6				
103	45	1		52,5	2		60	2	222	67,5	2		117	6				
104	37,5	1		*72	4	123	52,5	2	192	67,5	2	273	138	8	227			
105	39	1		*64,5	3	146	30	1	222	76,5	2	310	135	7				
106	*75 ⊙	2	228	60	2	205	28,5	1	206	52,5	2	212	138	6				
107	*94,5 ●	8	71	48	2		33	1	242	55,5	2		78	4				
108	*135	19		57	2		37,5	1	274				103,5	4	340			
109	*115	13		57	2	194	72	2	266				90	4				
110	*90	5		58,5	2		67,5	2	248				79,5	4	260			
111	85	3		54	2		72	2	266									
112	87	3		43,5	2		90	2	333									
113	51	2		48	2		*90	6	111									
114	49	2		63	2	215	*105	6	129									
115	52	2		51	2		45	1	333									
116				49,5	2		30	1	222									
117				46,5	2		37,5	1	274									
118				51	2		34,5	1	254									
119				40,5	2	156	40,5	1	296									
120				40	2	156	39	1	289									
121				40	2	156	37,5	1	274									
122				63	2	215	37	1	274									
123				55,5	2		43,5	1	317									
124				54	2		30	1	222									
125				55	2		37,5	1	274									
126				48	2		99	2	366									

[illegible]				49,5	2		42	1	311								
130				33,75	2		49,5	2	181								
131				60	2	205	52,5	2	192								
132				61,5	2		45	2	166								
133				55,5	2		60	2	222								
134				43,5	2		67,5	2	248								
135				70,5 ○	2	237	64,5	2	237								
136				45	2		52,5	2	192								
137				73,5	2		75	2	277								
138				55	2		60	2	222								
139				69	2		67,5	2	248								
140				60	2	205	28,5	2	103								
141				36	1		30	2	111								
142				45	2		100,5	2	376								
143				67,5 ○	2		40,5	1	296								
144				40,5 ●	1		37,5	1	274								
145				78	2	266	34,5	1	254								
146				52,5	2	178	37,5	1	274								
147					2		33	1	242								
148				30	1	205	37,5	1	274								
149				36	1		37	1	274								
150				60 ○	2	205	42	1	311								
151				48	1	328	31,5	1	229								
152				46 5	1		31	1	229								
153				43,5	1		33	1	242								
154				40,5	1	312	42	2	155								
155				33	1	224	75	2	277								
156				30	1	205	87	2	322								
157				43,5	1		*60	4	111								
158				46,5	1		*67,5	9	55								
159				57	1	388	*81	2	300								
160				36	1		67,5	2	248								
161				39	1		60	2	222								
162				42	1		67	2	248								
163				114 ○	2	390	*37,5	4	68								
164				48 ●	1		*45	3	110								
165				57	1	388	51	2	189								
166				40,5	1	312	43	2	158								
167				46,5	1		37	1	274								
168				40,5	1		52,5	2	192								
169				40,5	1												
170				61,5	1												
171				45	1												

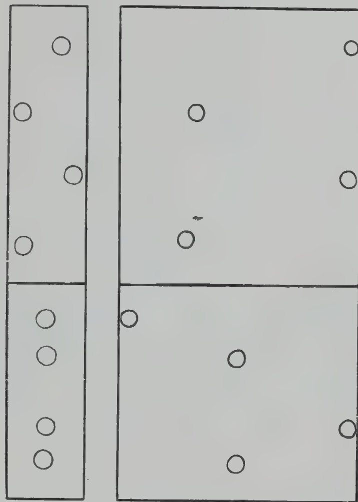
zellen, selbst wenn diese größer oder kleiner sind, zu finden ist. Diese Induktion zeigt sich besonders in wenigkernigen Zellen, während die vielkernigen — wohl wegen der gänzlich unabhängigen Teilungszeit ihrer vielen Kerne — sich abweichend verhalten (siehe Tabelle, Faden I, II und III). Von dieser physiologischen Induktion, die wohl durch eine gegenseitige Abstimmung gewisser wirksamer Faktoren zustande kommt, ist die durch den chemischen Einfluß der Epiphyten resp. deren Stoffwechselprodukte hervorgerufene zu unterscheiden; denn im allgemeinen ist festzustellen, daß einerseits die durch solche Organismen hervorgerufene Verlängerung der Zelle und andererseits die in solchen Fällen vermehrte Kernzahl selbst in anschließenden Zellen beibehalten zu werden pflegen, auch wenn diese nicht mehr von Epiphyten besetzt sind. Inwieweit diese beiden Erscheinungen zu identifizieren sind, fällt naturgemäß aus dem Rahmen einer nüchternen Betrachtungsweise heraus; es läßt sich hier nur eine Parallele ziehen zu den Fällen, wo durch Parasitismus und besonders durch Gallenbildung sich die Vielkernigkeit der direkt geschädigten Zellen auch auf tiefer liegende Gewebszellen fortpflanzt, ohne daß diese mit dem Schädlinge in direkte Beziehung treten, was wohl auf der Wirkung von Toxinen und Antitoxinen oder Fermenten beruhen mag.

Es taucht bei der Erscheinung, daß es Fäden gibt, die sich durchwegs aus 1—2 kernigen Zellen zusammensetzen, die Frage auf, ob es sich hier nicht um verschiedene Arten handelt, wie es WILLE für *Acrosiphonia* angibt. Das ist jedoch nicht der Fall, da selbst solche wenigkernigen Fäden ihre Kernzahl sprunghaft erhöhen können. STOCKMAYER berücksichtigt in seiner anerkannten Systematik der Gattung *Rhizoclonium* die Zahl der Kerne nicht, ebenso auch HANSGIRG, dessen 5 Varietäten mit Ausnahme der *macromeres* in einem Präparate zu finden sind. GAY, der unsere behandelte Spezies genauer analysierte, hatte wahrscheinlich eine ziemlich konstante Varietät vor sich, von der er sagt: „Les cellules renferment dans leur axe un ou deux noyaux“ (p. 57). Bei unserer Lokalvarietät ist dieses seltener der Fall, jedoch ist zu bestätigen: „celles qui sont jeunes, et dont la longueur égale une fois et demie à deux fois la largeur, n'en contiennent qu'un seul; lorsque leur dimension longitudinale atteint du double ou quatruple de leur diamètre on y trouve deux noyaux; les cellules de cette sorte ne tardent pas à se diviser“ (p. 57). Was bei GAY weiterhin Ausnahme ist, ist hier Regel: „Quelques cellules s'allongent parfois davantage et peuvent posséder trois à cinq noyaux; ce cas est exceptionnel.“ WILLE sah in seinem *Rhizoclonium riparium* niemals mehr als 4 Kerne.

Auffallend ist die regelmäßige Verteilung der Kerne über die Innenfläche des Chlorophorencylinders, die gänzlich unabhängig von der Lage der Pyrenoide erfolgt. Schon Schmitz wies eingehend auf diese Verhältnisse in der Gruppe der Siphonocladialen hin.[1]) Zur Veranschaulichung mögen die nachstehenden Textfiguren dienen. Die Zellen sind schematisch teils im natürlichen (1—4), teils kombinierten (5) Längsschnitt gezeichnet. Um die genaue Lage des Zellkernes ausdrücken zu können, wurde die Längswand der Zelle in der Längsmediane der Rückseite aufgeschlitzt und nach vorn aufgerollt gedacht. In den so erhaltenen Rechtecken stellt die Grundlinie den Umfang, die Höhe die Länge



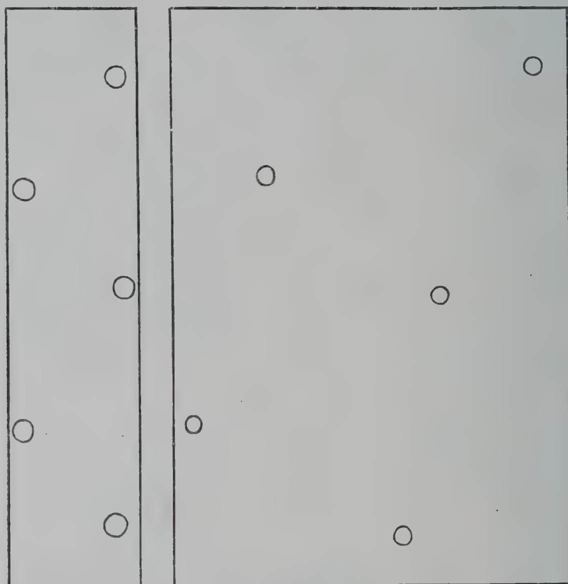
Textfig. 1.



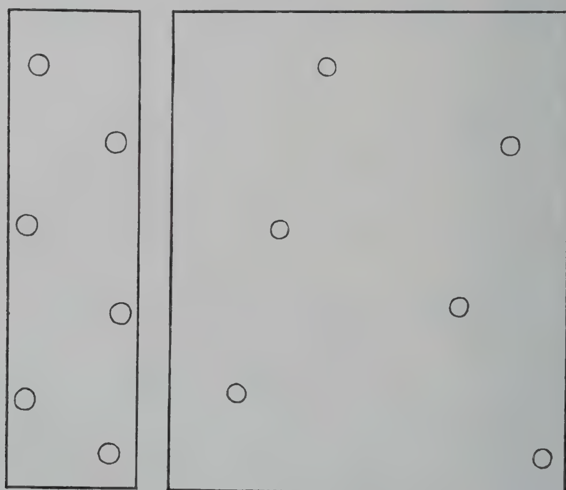
Textfig. 2.

[1]) „Stets aber ist der seitliche Abstand sämtlicher Kerne innerhalb eines Zellabschnittes von gleicher Entwicklungsstufe durchwegs der gleiche, die Kerne sind nämlich ziemlich gleich weit voneinander entfernt, sie ordnen sich fast gleichmäßig in den vorhandenen Raum und zeigen so eine sehr regelmäßige Verteilung und Anordnung längs der Innenwand der Zellmembran.“ ... In jungen Gliederzellen „entspricht die Anordnung der Kerne häufig vollständig einer ganz gleichmäßigen Verteilung in den vorhandenen Raum der cylindrischen Oberfläche“ (p. 7). „Die Regelmäßigkeit der Anordnung wird vielfach dadurch zerstört, daß einzelne Zellkerne sich durch Zweiteilung vermehren. Doch wird die Regelmäßigkeit bald wieder hergestellt, indem die benachbarten Kerne zur Seite rücken“ (p. 7).

der Zelle, die beiden Seiten die beiden Längsränder der aufgeschlitzten Zellhaut dar.



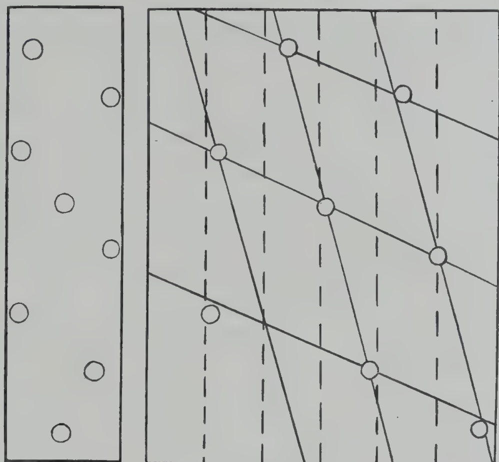
Textfig. 3.



Textfig. 4.

Wenn Lundegårdh sagt, daß sich theoretisch kein Kraftfeld konstruieren lasse, so hat das seine Richtigkeit wohl im Hinblick auf

das Gesamtleben der polyenergiden Zelle, wo die Energieumsetzungen jedes einzelnen Kernes dem Individuum zugute kommen, die fast mathematisch genaue Verteilung der Kerne aber zwingt zur Annahme von praktischen „Kraftfeldern“ oder Wirkungssphären, die annähernd kegelförmig oder halbkugelig sein könnten und sich auch aus der vorstehenden Tabelle berechnen ließen. Dies gilt natürlich nur für 2—12 kernige Zellen, wo die Kerne längs einer Spirale angeordnet sind; je mehr Kerne auftreten und je größer die Wirkung des Epiphytismus ist, desto unregelmäßiger wird die Verteilung, da insbesondere im zweiten Falle oft eine lokale Anhäufung der Kerne unmittelbar an der Besetzungsstelle erfolgt.



Textfig. 5.

Tritt nach erreichter Regelmäßigkeit Kernteilung ein, so rücken, wie es schon Schmitz bei den marinen Gattungen angibt, die benachbarten Kerne den Chlorophor entlang so weit zur Seite, bis ein neues regelmäßiges Netz gebildet ist. Hierdurch kommen Kernlagen zustande, die man analog den Blattstellungen als $^1/_2$ und $^1/_3$ bezeichnen könnte.

Zur Frage des Epiphytismus und Polyenergismus.

In unserem Materiale kamen insbesondere Bakterien in großen formlosen Kolonien, einige kleine Blaualgen und die leicht erkennbare Diatomee *Cocconeis pediculus* als „Epiphyten“ in Betracht. Letztere bildeten oft einschichtige Gehäuse um die besetzte Zelle. Fritsch, der den Einfluß der Epiphyten auf die Lebensdauer der befallenen Algen untersuchte, kam zu dem Schlusse, daß die Epiphyten solche Algen (*Cladophora*, *Oedogonium* u. a.) zum Absterben brächten, was ihn veranlaßte, diese Algen direkt als Wirte zu bezeichnen. Bestärkt wird diese den Parasitismus streifende Vorstellung noch dadurch, daß eine Selektion des Substrates stattfindet; denn einerseits werden nur dickere Fäden besetzt, andererseits lassen die

Epiphyten bestimmte Gattungen ganz frei oder es siedeln sich auf anderen wiederum nur ganz bestimmte Arten an.

Diese Befunde allein sprechen schon dafür, daß wir es hier nicht mit einem reinen Epiphytismus, der das Gesamtleben des besetzten Individuums nicht stören würde, zu tun haben, wenn auch nicht festzustellen ist, welche Vorteile die Besetzung dem Epiphyten zu bieten vermag. Vielleicht ist es bloß die Sauerstoffanreicherung in der Nähe des „Wirtes", die diese wohl O-bedürftigen Organismen zur Besetzung veranlaßt. Warum aber gerade in den Herbstmonaten der Epiphytismus sich stärker zeigt, wird dadurch wohl auch nicht erklärlich. Dazu kommt noch, daß er durchgreifende innere Veränderungen hervorbringen kann, die man billigerweise nicht bloß auf verminderten Lichtgenuß zurückzuführen vermag. Es würde wohl das derzeit noch undurchführbare Experiment in dieser Richtung nur das bereits früher Gesagte bestätigen, daß hier zweifellos chemische Einwirkungen vorliegen. Die erste auffallende „Reaktion" besteht in einer raschen Vermehrung der Kernzahl (Fig. 31), die, wie die Tabelle zeigt, von 2 oder 1 plötzlich auf ein Vielfaches gebracht werden kann. Mit dieser enormen Vermehrung der Kernmasse geht nicht immer eine entsprechende Zellvergrößerung mit sich, und während hier die Kerne immer ihre Repulsionskraft verlieren, kann es auch vorkommen, daß sich zunächst die Zelle verlängert, ohne daß die Kerne, wenn auch selten, eine Veränderung erfahren. Es genügt schon, wenn die Epiphyten sich bloß in der Nähe der Querwand ansetzen, um beide Erscheinungen auszulösen. In solchen Fällen geht der Kernvermehrung eine Zellverlängerung voraus und oft ist noch zu beobachten, wie die Zelle nach Erreichung ihrer Teilungslänge und insbesondere des Chromatophors wie im Normalfalle sich in der Mitte etwas einschnürt. Dieser Ansatz wird rückgängig gemacht und nun setzt eine rasche Kernvermehrung ein. Ist der Epiphyten- speziell Bakterienbesatz ein ausgiebigerer, so erfolgt sofort die Kernreaktion, während die Zelle nicht mehr so rasch wächst. Es ist jedoch zu beobachten, daß, selbst wenn die ganze Zelle voll von Epiphyten ist, die Zellmitte von diesen frei bleibt, was keineswegs so aufzufassen wäre, als ob hier keine Besetzung stattgefunden hätte, sondern daß hier das Wachstum der Zelle am intensivsten ist (Fig. 31). In Fig. 18 erfolgte wahrscheinlich eine Totalbesetzung, jedoch blieb eine „Hälfte" der Mitte frei; hier wuchs nun die Zelle sehr rasch und es entstand eine einseitige Ausstülpung, die die Zelle und den Faden rechtwinklig abbog.

Die Wirkung des Epiphytismus auf die Membran zeigt sich

äußerlich meist in einer Verdickung derselben, auch färbt sie sich wie der gesamte Zellinhalt stärker. Eine auffallende Verdickung der Quermembran, die von einigen Autoren, z. B. NEUENSTEIN, als Ursache der Vielkernigkeit angesehen wird, war nicht zu konstatieren. Wenn die Membran überhaupt das Ausschlaggebende bei der Bildung der Vielkernigkeit wäre, müßten doch auch Fälle bekannt sein, wo nach Einwirkung bestimmter Stoffe eine Vielwandbildung angeregt werden könnte, also eine Zerklüftung der Zelle ohne oder auch mit Kernvermehrung stattfände. Es kann also auch die Meinung TISCHLER's nicht hinreichen, die Frage zu beantworten, der von „Lähmungen" im Cytoplasma spricht, die die Zellteilungen nicht mehr gelingen lassen oder „von der kausalen Betrachtung, von der aus überall die Hormone, welche für die Zellwandbildung verantwortlich zu machen sind, fehlen oder nicht in genügender Konzentration vorhanden sein müssen" (p. 218).

Es sind in den vorliegenden Fällen gewiß Stoffwechselprodukte, die in das Innere der Zelle zu diffundieren vermögen und dort Fermente auslösen, die die Kerne rasch reifen lassen, also die Teilungsfaktoren der Kerne zum Durchbruch bringen und zunächst die Wachstumsfaktoren der Zelle anregen, während die Teilungsfaktoren der Zelle gänzlich losgelöst und unterdrückt werden — ein Beweis für eine bestehende Unabhängigkeit dieser Faktoren. Man mag dies als „pathologisch" bezeichnen, aber soviel steht fest, daß die Möglichkeit des Inkrafttretens dieser Erscheinungen doch natürlich, d. h. in der Natur der Zelle liegen muß, sonst müßten ja alle Modifikationen pathologisch sein. Die abnormale Kernvermehrung wird hierdurch zur Norm, nicht nur in dem vorliegenden Falle, sondern auch bei allen Zellen, die durch Verwundung, Parasiten und Epiphyten, kurz durch pflanzliche oder tierische Schädlinge mehrkernig werden. Es sei hier nochmals an die Gallenbildung, besonders an den *Heterodera*-Fall (NĚMEC 1910) erinnert.

Äußerlich erzeugt der Epiphytismus auch an den *Rhizoclonium*-Kernen eine Größenzunahme des Kernes und des Nucleolus, dann wieder Chromatinarmut mit gänzlichem Schwinden des Nucleolus und eine Polymorphie des Kernes. Inwieweit dies mit dem Chemismus des Kernes zusammenhängt, entzieht sich naturgemäß unserer Beobachtungsmethode.[1])

---

[1]) Ebenso wie eine Erklärung der Reaktionsweise „Vielkernigkeit" kaum zu geben sein wird, in dem Sinne nämlich, ob es sich hier wohl um eine Abwehrreaktion handle, die durch Vermehrung der Kernsubstanzen die Wirkung der Giftstoffe paralysieren könnte oder die Zelle durch die Vermehrung der Kerne gestärkt würde.

Nicht minderen Schwierigkeiten begegnen wir bei dem Versuche, den Polyenergismus überhaupt zu erklären. Die gangbare Erklärung. die Vielkernigkeit trete eben ein, weil die Querwandbildung unterbleibe, ist zu oberflächlich, als daß sie befriedigen könnte; mit demselben Rechte könnte man von der Zelle sagen, sie werde größer, weil sie wächst. Nach anderer Darlegung trete Mehrkernigkeit ein, sobald eine bestimmte Zellgröße überschritten sei. Der Grund ist aber auch auf dieser Basis nicht zu finden; denn wir sehen bei *Rhizoclonium* in 1—2kernigen Zellen gar oft eine Vergrößerung der Zelle, ohne daß es zur Vielkernigkeit kommt, und tritt hier Kernteilung ein, so folgt auch bald Zellteilung, die wiederum die Volumsverhältnisse herabstimmt. Andererseits ist eine starke Zellverlängerung gar nicht notwendig, um eine Vielkernigkeit zu erzeugen. Es kann ebensowohl zuerst Kernvermehrung und dann Zellteilung resp. Zellvergrößerung, als auch der umgekehrte Fall eintreten.

Ähnliches wie vorstehende Darlegung besagt die Umschreibung Lundegårdh's, daß sich die vielkernigen Zellen hinsichtlich der Größe wie vielzellige Pflanzen verhalten, von denen jede Art eine mittlere Größe einzuhalten pflegt.

Jene physiologische Erklärung, nach der die vielen Kerne wie ein einziger großer Kern in einer einheitlichen Cytoplasmamasse wirken, kann annähernd richtig sein, ist aber nicht zu beweisen, da wir wissen, daß der Kern nicht über eine bestimmte Größe hinweggehen kann; bei *Rhizoclonium* haben die einkernigen Zellen gleich große Zellkerne wie die mehrkernigen. Bei einer Überschreitung dieser Größe und nach der Reife tritt Teilung ein.

Das Wesen der Vielkernigkeit scheint in der Entwicklung zu liegen. Der Polyenergismus würde demnach eine Entwicklungsrichtung als Abschlußbildung darstellen und ist als solche in fast allen Algengruppen zu finden. Er tritt hier entweder dauernd oder vorübergehend auf. Letzteres insbesondere dann, wenn die Zelle zur Vermehrung durch Schwärmer schreitet, woraus folgt, daß in jeder Zelle bereits die Möglichkeit liegt, wenigstens vorübergehend mehrkernig zu werden. Auch rein vegetative Zellen können mehrkernig werden und meist nach Erreichung des Polyenergismus in ebensoviele Individuen spontan zerfallen, als Kerne vorhanden sind. Einen Nachklang dieser Fähigkeit finden wir auch bei *Rhizoclonium* noch; oft liegen 3—4 geteilte Chromatophoren mit dem dazu gehörigen Kern (oder Kernen) als „Zellen" nebeneinander, ohne daß sie durch Querwände voneinander getrennt wären, eine Erscheinung, die ich nach Gay bestätigen kann. Im allgemeinen

lassen sich eben mehrere Stufen zur Vielkernigkeit feststellen. Was nun die Ermöglichung der Vielkernigkeit anbetrifft, so habe ich oben bereits darauf hingewiesen, daß sie auf Verlust des Zusammenhanges zwischen der Kern- und der Zellpolarität, dem Wirken mehrerer selbständiger Wachstums- und Teilungsfaktoren und der raschen Kernteilung verbunden mit der schiefen Schlauchbildung zurückzuführen sein wird. Ob diese Resultate, die aus dem Studium von *Rhizoclonium* gewonnen wurden, auch auf andere Gruppen ausgedehnt werden können, muß eine weitere Untersuchung zeigen.

Zusammenfassung.

1. Die Kernteilung verläuft im allgemeinen „normal". Aus dem Chromatingerüst entstehen ca. 30 Chromosomen.

2. Die Kernmembran bleibt erhalten und dehnt sich zu einem längeren Schlauche aus, der stets schief zur Längsachse der Zelle verläuft.

3. Im Kern treten bei der Teilung Polfelder auf.

4. Die Kerne sind über die Innenseite des Chlorophors ganz regelmäßig verteilt.

5. Der Epiphytismus übt auf die Zellen großen Einfluß aus; es wird vor allem die Beziehung zwischen Kernzahl und Zellteilung verändert.

Prag II, Vinična 3a, im März 1923,
Botanisches Institut der Deutschen Universität.

Literaturverzeichnis.

Brand, F. (1898): Kulturversuche mit zwei Rhizocloniumarten. Bot. Centralbl. 1898 Bd. 74.

— (1899): Cladophorastudien. Bot. Centralbl. 1899 Bd. 75.

— (1901): Über einige Verhältnisse des Baues und Wachtums von Chladophora. Beih. z. bot. Centralbl. 1901 Bd. 10.

— (1906): Über die Faserstruktur der Cladophoramembran. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1906 Bd. 24.

— (1908): Zur Morphologie und Biologie des Grenzgebietes zwischen den Algengattungen Rhizoclonium und Cladophora. Hedwigia 1908 Bd. 48.

— (1908): Über Membran, Scheidewände und Gelenke der Algengattung Cladophora. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1908 Bd. 26.

— (1913): Über Cladophora humida, Rhizoclonicum lapponicum und deren bostrychoide Verzweigung. Hedwigia 1913 Bd. 53.

Carter, N.: The cytologie of the Cladophoraceae. Ann. of Bot. 1919 Vol. 33.

Fairschild, D. G.: Ein Beitrag zur Kenntnis der Kernteilung bei Valonia. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1894 Bd. 12.

Fritsch, F. E.: Studies on the Occurrence and Reproduction of British Freshwate rAlgae in Nature. II. The Bristol Naturalist's Society's Proceedings Fourth Series Vol. 2 Part 2 1909.

Gay, F.: Le genre Rhizoclonium. Journ. de bot. 1891 T. 5.

Giesenhagen, K.: Studien über die Zellteilung im Pflanzenreich. Stuttgart 1905.

Goebel, K.: Organographie der Pflanzen. Jena 1914.

Hansgirg, H.: Prodromus der Algenflora von Böhmen.

Heering, W.: Chlorophyceae IV. in: Die Süßwasserflora. Heft 7. Jena 1921.

Heuser, E.: Beobachtungen über Zellkernteilung. Bot. Centralbl. 1884 Bd. 17.

Klebs, G.: Fortpflanzung bei Algen und Pilzen. Jena 1896.

Küster, E.: Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1916.

Lundegårdh, H.: Zelle und Cytoplasma. Handb. d. Pflanzenanatomie, Berlin 1922.

Mayer, A.: Analyse der Zelle. I. Jena 1920.

Neuenstein, H. v.: Über den Bau des Zellkernes bei den Algen und seine Bedeutung für die Systematik. Arch. f. Zellforsch.

Němec, B.: Über die Kernteilung bei Cladophora. Bull. int. Ac. sc. Bohême 1910.

—: Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere cytologische Fragen. Berlin 1910.

Oltmanns, F.: Morphologie und Biologie der Algen. 2. Aufl., I. Jena 1922.

Pascher, A. u. Heering, W.: Chlorophyceae IV. in: Die Süßwasserflora Heft 7. Jena 1921.

—: Studien über die Schwärmer einiger Süßwasseralgen. Bibl. bot. 1907.

Rabl, C.: Über Zellteilung. Morphol. Jahrb. Bd. 10 1885.

Schmitz, F. (1879): Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschr. d. naturf. Ges. zu Halle 1879.

— (1883): Die Chromatophoren der Algen. Verh. d. naturf. Ver. d. Rheinl. und Westf. 1883.

Stockmayer, S.: Über die Algengattung Rhizoclonium. Verh. d. zoolog.-bot. Ges. Bd. 50 1890.

Strasburger, E.: Zellbildung und Zellteilung. Jena 1886.

Tischler, G.: Allgemeine Pflanzenkaryologie. Berlin 1922.

Wille, N. (1887): Algologische Mitteilungen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 18 1887.

— (1900): Zellkerne bei Acrosiphonia. Bot. Centralbl. Bd. 81 1900.

Tafelerklärung.

Tafel 13.

Fixierung: Flemming (schwach) Fig. 1, 18, 20, 21, 31; diese mit Heidenhain-Hämatoxylin gefärbt. Die übrigen mit Chromessigsäure fixiert und mit Weigert-Hämatoxylin gefärbt.

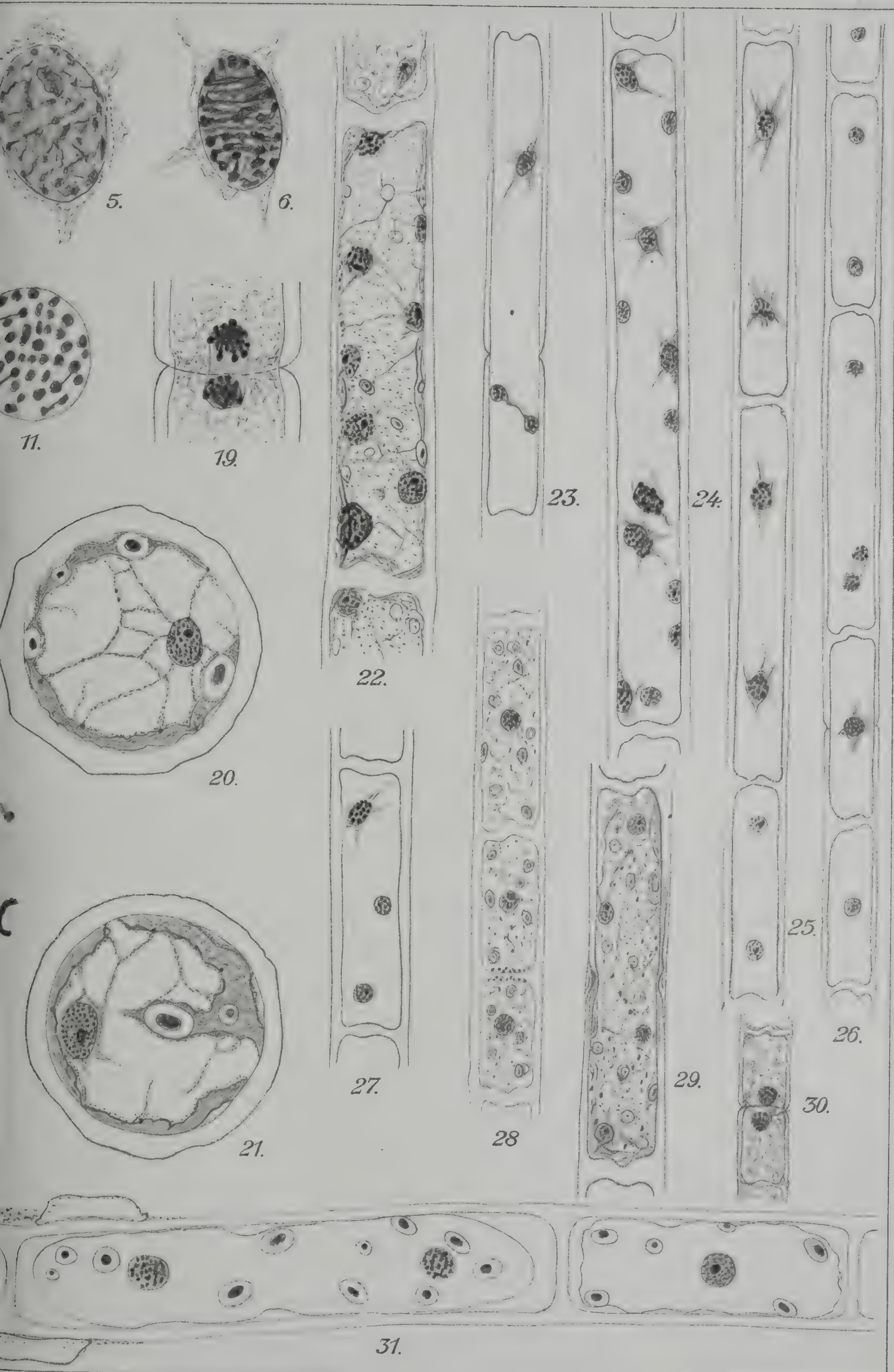
Fig. 1. Obere Hälfte einer Zelle mit Chromatophor und 6 Kernen. 1500 ×.

Fig. 2. Ruhekern mit spiralig angeordnetem Netzwerk. 3000 ×.



gez. Peterschilka.

Verlag von Gus



Jena.
Lith Anst v K.Wesser, Jena.

Fig. 3. Abnormaler Kern ohne Nucleolus und mit Störung des Netzwerkes aus einer mit Epiphyten besetzten Zelle. 3000 ×.

Fig. 4—17. Kernteilung.

Fig. 4, 5, 6, 11. Allmähliche Ausbildung des Spirems. ca. 2000 ×.

Fig. 14. Ausbildung der Chromosomen im nierenförmigen Kern von der Mitte aus. 3000 ×.

Fig. 17. Weiteres Stadium. 3000 ×.

Fig. 12. Spindel mit Ansammlung von färbbaren Substanzen an den Polen. 3500 ×.

Fig. 9, 10, 13—16. Kurze und lange Schlauchbildung. Fig. 13 4000 ×, die anderen ca. 2000 ×.

Fig. 18 u. 31. Anreicherung von Kernen durch den Epiphytismus. Im ersten Falle einseitige Ausbauchung der Zelle und Sprengung der Decklamelle, im zweiten befinden sich fast alle Kerne in Prophasestadien. Die Zellmitte ist frei von Epiphyten. 1000 ×.

Fig. 10 u. 30. Schiefe Kernteilung in einkernigen Zellen. Erstere 1500 ×, letztere 500 ×.

Fig. 20 u. 21. Querschnitt durch eine Zelle. Das Zellumen ist von Protoplasmafäden durchsetzt, der Chromatophor setzt sich auch in das Zellinnere fort. 1500 ×.

Fig. 22—29. Zellen mit verschiedener Kernzahl. 500 ×.

(Aus dem Zoolog. Institut zu München.)

Bakteriensymbiosen bei Wanzen.

(*Hemiptera heteroptera.*)

Von

M. Kuskop.

(Hierzu Tafel 14—16 und 7 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

---

1. Historische Einleitung.

Viele höhere Heteropteren besitzen am letzten Abschnitt des Mitteldarmes höchst merkwürdige Anhänge, die schon den alten Bearbeitern der Wanzenanatomie nicht entgehen konnten. Zuerst erwähnt sie Ramdohr in seinem „Traité sur les organes digestifs des insectes" (1811), ohne ihnen allerdings eine richtige Deutung geben zu können, wenn er sie als „estomac de pumaise" bezeichnet. In seinem Werke „Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères" (1833) geht in der Folge Dufour eingehender auf Bau und Verbreitung dieser eigenartigen Organe ein. Er nennt sie „cordons valvuleux", sich selbst wohl bewußt, daß es sich nur um einen „terme provisoire" handelt; denn er sagt: je suis loin d'être fixé sur la structure intime et surtout sur les fonctions de ces cordons semitubuleux. Einem so glänzenden Beobachter wie Leydig (Lehrb. d. Hist. 1857), der auch die in Lecanien lebenden symbiontischen Pilze zuerst beobachtet hat, ist dann schon bei der Präparation einer *Pentatoma* aufgefallen, daß sich „in diesen Kammern dichte Massen von vibrionenartigen, sich bewegenden Wesen" befinden. Ein endgültiges Verständnis bahnte jedoch erst der Amerikaner Forbes an, wenn er im Jahre 1892 in seiner Arbeit „Bacteria normal to digestive organs of Hemiptera" mitteilte, daß sie Bakterien als Wohnstätte dienen. Er untersuchte verschiedene Pentatomiden und Corimelaeniden und konnte bei diesen Familien, wie auch noch bei einzelnen Gruppen der Coreiden hinsichtlich des Vorkommens der Darmanhänge Dufour's Beobachtungen bestätigen und erweitern. Immer stellte er in ihnen eine ungeheure Menge von Bakterien fest.

Da wir heute den Erscheinungen der Symbiose lebhaftes Interesse entgegenbringen, schien es wünschenswert, die morphologische Seite des Problems, die mit dieser, wenige Seiten umfassenden und nicht illustrierten Mitteilung keineswegs erschöpft wurde, zum Abschluß zu bringen. Auch trug der Umstand, daß sie an schwer zugänglicher Stelle veröffentlicht wurde, dazu bei, daß in den 30 Jahren, die seit ihrem Erscheinen verflossen sind, die markanten Bildungen nicht erneut untersucht wurden. Nur bei Buchner (1921) finden wir eine kurze Mitteilung, daß er die Angaben Forbes' an einigen Formen nachgeprüft und bestätigt gefunden habe. Auf diese Verhältnisse aufmerksam geworden durch Herrn Prof. Buchner, machte ich es mir daher zur Aufgabe, die bestehenden Lücken nach Kräften auszufüllen, d. h. zunächst die zum Teil sehr abweichend gebauten Organe anatomisch und histologisch genauer zu unter-

suchen und durch den Vergleich möglichst vieler Formen, die Verteilung der einzelnen Typen im System der Wanzen und die Grenzen der Verbreitung in demselben festzustellen, zumal auf solche Weise zu erhoffen war, daß sich auch Anhaltspunkte über die physiologische Seite des Problems gewinnen ließen. Ferner war über die Art der Vererbung der Bakterien auf die Nachkommen und über die Entwicklung der Darmanhänge noch nichts bekannt geworden, und die bakteriologische Seite lag nicht minder im argen. Ließen sich auch nicht alle diese Punkte restlos klären — von dem embryonalen Verhalten der Bakterien habe ich erstmal ganz abgesehen und die Kulturversuche stehen noch im Anfangsstadium —, so dürften die folgenden Zeilen doch in mancher Hinsicht die gewünschte Aufklärung bringen.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle Herrn Geheimrat Prof. Dr. v. Hertwig, in dessen Institut diese Arbeit angefertigt wurde, herzlich zu danken für das stete Interesse, das er an meiner Arbeit nahm. Mein ganz besonderer Dank aber gehört meinem sehr verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. P. Buchner, der die Anregung zu vorliegenden Untersuchungen gab und durch sein ständiges Interesse den Fortgang der Arbeit sehr förderte. Zu herzlichem Dank bin ich auch Herrn H. Taeuber verpflichtet, der in liebenswürdiger Weise die Bestimmung des Materials übernahm und mir manchen praktischen Wink für die Gewinnung desselben gab.

---

2. Bau und Verbreitung der Bakterien führenden Anhänge.

a) Tabellarische Übersicht über das Vorkommen der Symbiosen.

Bevor ich auf den Bau der einzelnen Typen bakterienbewohnter Anhänge und ihrer Verteilung auf das System eingehe, möge eine Liste der untersuchten Arten Platz finden, die nach der von Oshanin verwandten Gliederung der Gruppen angeordnet sind. Ein vorgesetztes Sternchen kennzeichnet die unzweifehaften Bakterienträger; daß ich bei einigen Formen nicht zu völliger Gewißheit gekommen bin oder nur von einer Anbahnung gesprochen werden kann, wird im folgenden zu erörtern sein. Die Tiere wurden, soweit nichts Gegenteiliges vermerkt ist, in der Umgebung Münchens gefangen. Die exotischen Arten entstammen dem Alkoholmaterial der hiesigen zoologischen Staatssammlung, welches mir in entgegenkommender Weise zur Verfügung gestellt wurde.

Geocores.

Fam. **Pentatomidae.**

Subf. **Scutellerinae.**

Trib. *Scutellerini.*

* *Cantao ocellatus* Thnbg. (Sumatra).
* *Chrysocoris javanus* Westw. var. *variabilis* Voll. (Java).
* *Chrysocoris abdominalis* Westw. (Java).
* *Lamprocoris lateralis* Guér. (Sumatra).

Trib. *Sphaerocorini.*

* *Sphaerocoris annulus* F. (Afrika).

Trib. *Eurygastrini.*

* *Eurygaster maurus* L.

Subf. **Graphosominae.**

Trib. *Graphosomini.*

* *Graphosoma italicum* Muell.

Subf. **Pentatominae.**

Trib. *Halyini.*

* *Erthesina fullo* Thnbg. (Nordformosa).
* *Dalpada smaragdina* Wlk. (Nordformosa).
* „ *oculata* F. (Sumatra).

Trib. *Pentatomini.*

* *Cinxia limbata* F. (Sumatra).
* *Carpocoris fuscispinus* Boh.
* *Dolycoris baccarum* L.
* *Chlorochroa juniperina* L.
* *Pentatoma rufipes* L.
* *Aelia acuminata* L.
* *Eusarcoris melanocephalus* F.
* *Rubiconia intermedia* Wlff.
* *Palomena prasina* H. S.
* *Eurydema ornatum* L.
* „ *oleraceum* L.

Subf. **Acanthosominae.**

* *Elasmostethus interstinctus* L.
* *Elasmucha ferrugata* L.

Subf. **Asopinae.**

Picromerus bidens L.
Arma custos F.
Troïlus luridus F.
Zicrona coeurulea L.

Fam. **Coreidae.**

Subf. **Coreinae.**

Trib. *Mictini.*

* *Anoplocnemis phasianus* F. (Nordformosa).
* *Dalcader* spec. (Sumatra).

Trib. *Physomerini.*

* *Acanthocoris* spec. (Nordformosa).
* *Physomerus parvulus* Dallas (Sumatra).

Trib. *Homoeocerini.*

* *Homoeocerus* spec. (Sumatra).

Trib. *Coreini.*

* *Syromastes marginatus* L.

Subf. **Alydinae.**

Trib. *Alydini.*

* *Alydus calcaratus* L.

Subf. **Corizinae.**

Corizus maculatus Fieb.
„ *subrufus* Gmel.
„ *parumpunctatus* Schill.
Therapha hyosciami L.

Fam. **Pyrrhocoridae.**

Subf. **Pyrrhocorinae.**

Pyrrhocoris apterus L.

Fam. **Lygaeidae.**

Subf. **Lygaeinae.**

Trib. *Lygaeini.*

Spilostethus saxatilis Scop.

Subf. **Aphaninae.**

Trib. *Rhyparochromini.*

* *Rhyparochromus chiragra* F.
* *Peritrechus geniculatus* Hhn.

Trib. *Aphanini.*

* *Aphanus alboacuminatus* Goeze.

Trib. *Gonianotini.*

* *Gastrodes abietis* L.

Fam. Tingitidae.

Fam. Reduviidae.

Fam. Nabidae.

Fam. Anthocoridae.

Fam. Capsidae.

Hydrocores.

Fam. Hydrometridae.

Fam. Naucoridae.

Naucoris cimicoides L.

Fam. Nepidae.

Nepa cinerea L.

Fam. Notonectidae.

Notonecta glauca L.

Fam. Corixidae.

Corixa spec.

Fam. Ranatridae.

Ranatra linearis.

b) Der *Pentatoma*-Typus.

Öffnet man eine Imago einer *Pentatoma*, indem man sie, nach Entfernung der Flügel an den Seiten aufschneidet und die Rückendecke zurückklappt, so bietet sich ein höchst merkwürdiger farbenprächtiger Anblick. In der hinteren Hälfte des Abdomens liegt, fast die ganze Breite ausfüllend, halbkreisförmig das Bakterienorgan. Schon Dufour fiel die reiche Versorgung desselben mit Tracheen auf. Wie wichtig diese offenbar hier ist, geht daraus hervor, daß zwei kräftige Tracheenpaare hierzu in Anspruch genommen werden. Es gibt das zweitletzte Stigmenpaar jederseits einen starken Ast ab, der mit vielen Verästelungen von unten an den Anfang, bzw. das Ende desselben herantritt, und das drittletzte Paar schickt einen gleichstarken Ast an den Ösophagus wie an das Bakterienorgan. Von beiden Seiten umgreift jeder Ast das Organ bis zur Hälfte, wobei er auf der oberen Seite entlangzieht und, sich fortwährend aufteilend, endet er schließlich, das Organ umspinnend, in feinsten Verzweigungen. — Aber nicht nur die reiche Tracheen-

versorgung lenkt bei der Präparation einer *Pentatoma* sogleich unsere Aufmerksamkeit auf das Bakterienorgan, sondern vor allem auch die lebhafte Orangefärbung desselben. Präpariert man den Darm frei, so läßt sich über seine Abschnitte und die Lage des Organes Aufschluß gewinnen.

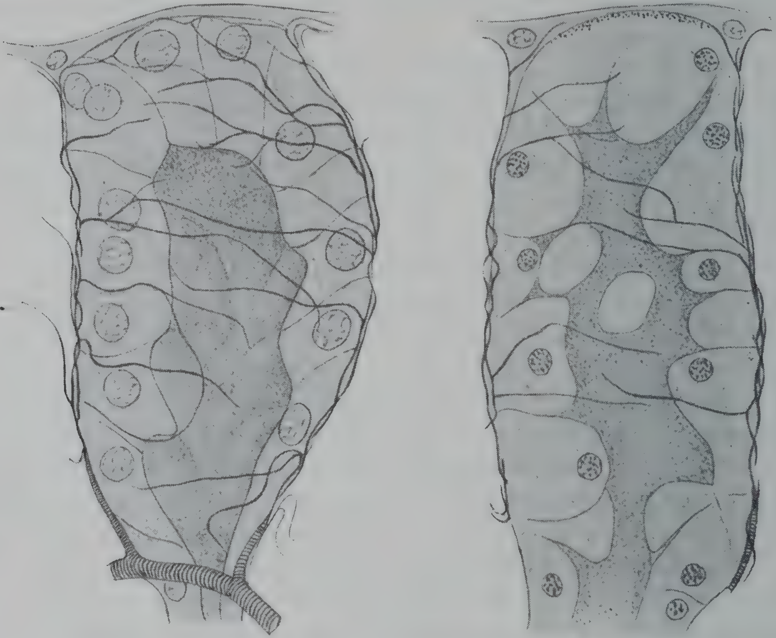
Der sehr faltenreiche kurze Ösophagus geht ganz unvermittelt in den bedeutend engeren Mitteldarm über, der in seinem Verlaufe, ungefähr in halber Länge, eine starke Anschwellung, den Magen — die „seconde poche" Dufours — zeigt. Auf diese Erweiterung folgt meistens ein sehr verengter Darmteil; dieser bleibt ein kurzes Stück unverändert, dann verdickt er sich — nun orange gefärbt — scheinbar plötzlich bis zur Einmündungsstelle der Malpighischen Gefäße. Schon Lupenbetrachtung ergibt jedoch, daß dieser Abschnitt tatsächlich von zahllosen Ausstülpungen eines eng bleibenden Rohres gebildet wird, die dicht gedrängt und in vier kreuzweise entspringenden Reihen angeordnet sind (Fig. 4). Diese, wie vier einheitliche Schnüre den Darm begleitenden Kryptenreihen, umgeben ihn in scheinbar spiralenförmiger Anordnung, die dadurch zustandekommt, daß die freie, d. h. die dem Darme abgewandte Seite bedeutend voluminöser ist als die ihm anliegende.

Die Anfertigung von Schnittserien bestätigte eine solche Auffassung des Darmbaues und ergab vor allem auch histologisch die Zugehörigkeit des pigmentierten Teiles zum Mitteldarm. Die magenartige Erweiterung desselben wird von typischem Zylinderepithel umschlossen, hinter das eine eng anschließende Ringmuskulatur und zu äußerst die Längsmuskulatur zu liegen kommt. Jede Epithelzelle enthält eng beieinander in der Mitte zwei Kerne mit sehr fein verteiltem Chromatin und mehreren Nucleolen. Nach Vorfärbung mit Boraxkarmin kann man eine reichliche Sekretablagerung in den Zellen wie auch im Lumen bemerken. Diese Sekretkörperchen finden sich als große Gebilde in ansehnlichen Mengen an der Basis der Zellen, sind aber, an Größe abnehmend, auch über den übrigen Teil der Zellen verteilt und fehlen nie im Darmlumen. Dieselbe Aufgabe der Sekretbildung kommt aber auch noch den Mitteldarmzellen im Abschnitt zwischen dem Magen und den Malpighischen Gefäßen zu. Denn auch hier finden sich in den jetzt schlanken, hohen Epithelzellen dieselben Einschlüsse, wenn auch in geringerer Zahl und nicht in so großen Ansammlungen wieder. Auch sonst unterscheidet sich dieser Darmteil in seinem histologischen Bau wenig von dem vorhergehenden Abschnitt. Das Darmlumen ist ein viel Geringeres; die es umgebenden Zellen sind, wie gesagt, schmäler und höher;

vollkommen an die Zellbasis gedrückt liegen die beiden ovalen Kerne. Im Darmlumen finden sich hier oft in Mengen, zu Ballen vereint, Bakterien, die in Form und Größe so vollkommen den in den Ausstülpungen lebenden gleichen, daß sie zweifelsohne mit diesen identisch sind.

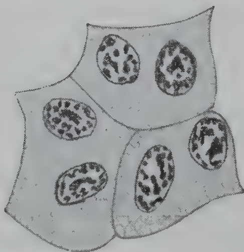
Daß die „cordons valvuleux“ Dufours mit ihren schwachen, gesetzmäßig wiederkehrenden Querstreifen aus vielen einzelnen Ausstülpungen, Krypten, zusammengesetzt sind, ist auf den Schnitten natürlich besonders deutlich zu erkennen. Fig. 16 zeigt einen Querschnitt von *Carpocoris.* Man sieht in der Mitte das Darmlumen und an vier Seiten die Ausstülpungen, die Wohnungen der Bakterien. Da diese, wie schon erwähnt, den Darm in Form einer Spirale umgeben, so werden auf jedem Querschnitt mehrere Krypten getroffen, die meisten natürlich ohne Zusammenhang mit dem Darm. Die Muskulatur des letzteren zieht über den peripheren Teil der Kryptenreihen hinweg und gibt auch Fibrillenbündel an die einzelnen Ausstülpungen ab, so daß man dort, wo die Wandungen zweier Krypten zusammenstoßen, in den schmalen Zwischenräumen auf quer- wie längsgestreifte Muskelzüge trifft. Hier finden sich auch zahlreiche gröbere und feinere Tracheen, die wiederum feinste Äste rund um die Krypten senden. Textfig. A veranschaulicht sehr schön den Herantritt eines Tracheenstammes an eine Krypte. Die Zellen der Kryptenwand führen die Kerne meist in der Zweizahl (Textfig. A, B). Ein Querschnitt (Fig. 16) zeigt jede der Krypten umsäumt von großen, mehr oder weniger abgeflachten Zellen mit relativ großen Kernen. Das Plasma ist in gefüllten Krypten oft zu einem schmalen Saum an den Wandungen ausgezogen und scheint sehr flüssigkeitsreich zu sein. In den Kernen ist das Chromatin in großen Brocken verteilt. Die Form der Zellen und Kerne ist äußerst wechselnd; sie hängt ganz ab von der Zahl der Bakterien, die bald in geringerer bald in größerer Menge das Lumen der Krypten erfüllen. An den Wandungen, die zwei Krypten voneinander trennen, sind die Zellen meist noch flacher als an der frei ins Körperinnere ragenden Seite. Fig. 25 gibt einen Querschnitt durch einen Teil zweier stark gefüllter Krypten von *Pentatoma rufipes* wieder, und man sieht, wie sich die Bakterien besonders gern dem Plasma eng anlegen. Oft schickt dieses ihnen Fortsätze entgegen, zu denen sich die Bakterien, mit einer Spitze sich scheinbar hier fest verankernd, senkrecht stellen (Fig. 18). Auf mit Boraxkarmin vorgefärbten Schnitten fallen im Lumen zwischen den Bakterien kleinste Secretkörperchen auf; sie sind hier aber im Vergleich zum angrenzenden Darmlumen oder gar

zum Magen in ganz minimalen Mengen vorhanden. In den Kryptenzellen konnte ich sie nicht wahrnehmen, diese scheinen die secretorische Funktion eingebüßt zu haben.



Textfig. A.

Fragt man sich, ob eine Verbindung besteht zwischen Darm- und Kryptenlumen, so ist es nicht leicht, sich über diesen Punkt Gewißheit zu verschaffen, wenn wir unser Studium auf die Organe ausgewachsener Exemplare beschränken. Allgemeine anatomische Überlegungen und der Umstand, daß auch im eigentlichen Darmlumen Bakterien zu treffen sind, legen die Annahme einer Kommunikation ja schon sehr nahe, aber da die Zellen des ausführenden Abschnittes sich medianwärts berühren, muß man lange suchen, bis man ein deutliches Bild von dem verbindenden Lumen erhält. In Fig. 16 ist ein solches getroffen: Die hohen Darmzellen gehen, einen äußerst schmalen Kanal zwischen sich lassend, allmählich in die breiteren Zellen des Kryptenepithels über.



Textfig. B.

Der *Pentatoma*-Typus findet sich ferner bei den Scutellerinen: *Cantao ocellatus, Chrysoscoris javanus* und *abdominalis, Lamprocoris lateralis, Sphaerocoris annulus* und *Eurygaster maurus,* bei der Graphosomine *Graphosoma italicum* und bei den Pentatominen: *Erthesina fullo, Dalpada smaragdina* und *oculata, Cinxia limbata, Carpocoris fuscispinus, Dolycoris baccarum, Chlorochroa juniperina, Pentatoma rufipes, Aelia acuminata, Eusarcoris melanocephalus, Rubiconia intermedia, Palomena prasina, Eurydema ornatum* und *oleraceum.*

Schon Dufour erkannte, daß sich die „cordons valvuleux" nicht bei allen Familien der Heteropteren finden. Er schreibt darüber „cet organe paraît exclusivement propre à certains Géocorises, tels que les Scutellères, les Pentatomes et quelques espèces du genre Coré". Von verschiedenen, der mir vorliegenden Arten, erwähnte schon Dufour — er erschwert die Feststellungen sehr durch seine ganz abweichende Nomenklatur — das Vorkommen der Darmanhänge, doch konnte ich seine Angaben an zahleichen Gattungen erweitern. — Ein ganz besonders stark ausgebildetes Bakterienorgan fand ich bei den exotischen Vertretern der Scutellerinen. Das Lumen der hier äußerst voluminösen Krypten ist überaus dicht mit Bakterien angefüllt, so daß das umgebende Plasma auf einen ganz schmalen Saum zurückgedrängt wird.

Was die Pigmentierung des Organs anbetrifft, so stellte schon Dufour fest, daß dieselbe bei den einzelnen Gattungen verschieden, dagegen bei ein und derselben Art typisch konstant ist. So hat *Carpocoris fuscispinus* das Organ schön orange gefärbt; auf die hier wie bei allen Formen oft abweichende Färbung des letzten Organabschnittes komme ich noch zurück. Nachdem ich Ende September 1921 meine *Carpocoris*-Kulturen in einen kalten Raum zur Überwinterung gebracht und in Abständen von 3—4 einige Exemplare präparierte, zeigte sich dagegen immer folgendes Bild: während das Bakterienorgan vollkommen unpigmentiert war, wies der Fettkörper eine intensiv grüne Farbe auf. Stets erwiesen sich die Ausstülpungen als gleich voluminös, woraus sich schließen ließ, was sich nachher auch auf Schnitten bestätigte, daß die Zahl der in ihnen wohnenden Bakterien nicht abgenommen hatte. Auch bei in Alkohol konservierten Exemplaren verliert sich das Pigment sehr schnell. Nur in Carnoy fixierte Tiere, trotzdem sie, wie alles Material in 70 proz. Alkohol aufbewahrt wurden, behielten die Pigmentierung.

Orange gefärbt ist das Organ auch bei *Pentatoma rufipes,* wogegen derselbe Abschnitt bei *Eurydema oleraceum* ein rosa Aussehen

hat. Immer weiß erwies es sich bei *Palomena, Graphosoma, Aelia*, auch bei der *Carpocoris* so nahe stehenden *Dolycoris baccarum*, bei welcher schon Dufour die „cordons valvuleux" als „incolorés et diaphanes" charakterisiert.

c) Der *Syromastes*-Typus.

Schon Dufour stellte fest, daß es neben Formen mit vier Kryptenreihen solche mit zwei Reihen gibt. Wir wollen diesen Typus, der sich unter anderen bei dem Coreiden *Syromastes* findet, den *Syromastes*-Typus nennen.

Bei der Präparation eines Individuums dieser Gruppe fällt uns auf, daß die in zwei Reihen angeordneten Ausstülpungen (Fig. 6) dem Darmrohr nicht so eng anliegen wie die entsprechenden Anhänge bei den Pentatominen. Mikroskopisch betrachtet scheinen sie nur durch eine ungefähr der halben Darmbreite entsprechende „Lamelle" mit demselben verbunden zu sein. Bei der Betrachtung der histologischen Verhältnisse wird sich ergeben, um was es sich handelt. Auch bei diesen Formen umgeben die Kryptenreihen den Darm in scheinbar spiralenförmiger Anordnung. Die vom Darme entfernte Seite bildet zahlreiche Falten und Windungen, so daß sie Dufour bei *Syromastes marginatus* mit einer „fraise élégante" vergleicht. Stets erwies sich das Organ als ungefärbt und fast durchsichtig.

Was die histologischen Verhältnisse angeht, so zeigt der Querschnitt Fig. 19, daß sie wenig von denen der Pentatominen abweichen. Es finden sich bei *Syromastes* immer relativ wenig Bakterien, weshalb die Kryptenzellen auch kaum abgeplattet sind. Untersuchen wir die Verbindung zwischen Darm und Ausstülpungen, die bei makroskopischer Betrachtung als eine Lamelle erschien, so läßt der Querschnitt erkennen, daß sich das Darmlumen, stark verengt, nach beiden Seiten bis zu den Krypten hin fortsetzt. Die scheinbare Lamelle besteht also aus dem hier sehr engen Darmkanal und dem ganz flachen Epithel jederseits. Jede Zelle dieses Abschnittes ist nur einkernig, wogegen die hohen Epithelzellen des „eigentlichen" Darmlumens wie bei den Pentatominen zwei Kerne aufweisen. Das schmale Lumen geht direkt in eine Krypte über. Aber auch hier ist die Öffnung, wie überhaupt der feine Kanal, nur bei starker Vergrößerung sichtbar. Bakterien findet man häufig im Darmlumen. Es scheint aber doch im Interesse des Wirtes zu liegen, die Einwohner möglichst weit vom Darme wegzuschaffen, obgleich die im

Darmlumen liegenden Symbionten nie irgendwelche Degeneration erkennen lassen.

Den *Syromastes*-Typus, den schon Dufour und Forbes bei einzelnen Arten feststellten, fand ich ferner bei den Coreiden *Anoplocnemis phasianus*, *Dalcader* spec., *Acanthocoris* spec., *Physomerus parvulus*, *Homoeocerus* spec., der Alydine *Alydus calcaratus* (Fig. 5), den Akanthosominen *Elasmostethus interstinctus* und *Elasmucha ferrugata*. Bei den letzteren sind die Ausstülpungen kurze, höchst voluminöse ungefärbte Gebilde, deren einzelne Krypten so dicht mit Bakterien angefüllt, daß Plasma und Kern stark abgeplattet sind; infolgedessen liegt der langgestreckte Kern der Zellwand eng an und läßt nur bei genauem Zusehen noch Plasma um sich erkennen.

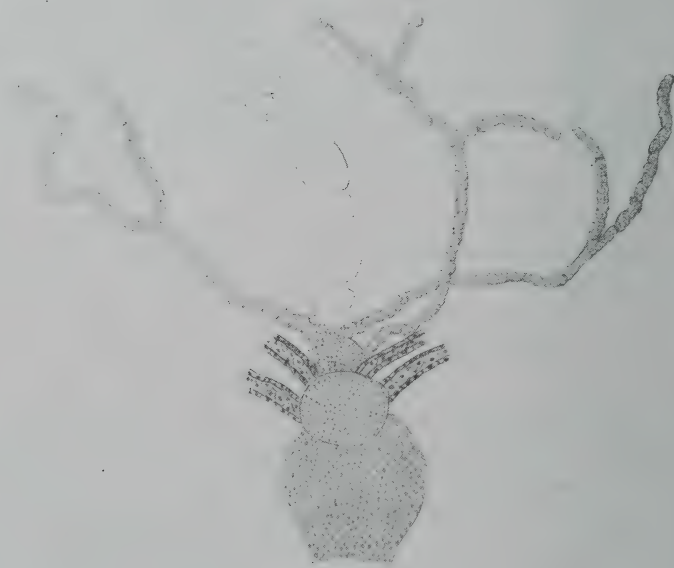
In der Gruppe der Alydinen herrschen hinsichtlich des Vorkommens und Baues der Ausstülpungen keine einheitlichen Verhältnisse. So beschreibt Dufour von *Alydus géranii* (*Camptotus lateralis*), daß hier auf den Magen nur ein sehr kurzes, der Anhänge vollkommen entbehrendes Mitteldarmrohr folgt, wogegen er bei *Alydus apterus* an dem hier längeren Darme auf zwéi Reihen von Blindsäcken traf. Letztere wurden von Forbes für *Alydus pilosulus* und *A. eurinus* festgestellt als zwei Anhänge, die das Darmrohr in seiner ganzen Länge vom Magen bis zur Einmündungsstelle der Malpighischen Gefäße begleiten. Die Organe dieser Arten unterscheiden sich insofern von den Verhältnissen, wie ich sie bei *Alydus calcaratus* fand, als hier die Ausstülpungen nur etwa die Hälfte des fraglichen, hier sehr langen Darmteils umsäumen. Auch sind die einzelnen Krypten, verglichen beispielsweise mit denen von *Syromastes*, schwach entwickelt.

d) Die Aphaninen.

Aus den Beobachtungen Forbes', der dieser Gruppe besondere Aufmerksamkeit zuwandte, war zu entnehmen, daß bei den Aphaninen der Bau der Anhänge ein sehr abweichender und wechselnder ist und daß die genauere Untersuchung zahlreicher Vertreter hier besonders lohnend sein würde. Mir standen zur Verfügung: *Gastrodes abietis*, *Aphanus alboacuminatus*, *Peritrechus geniculatus*, *Rhyparochromus chiragra* und eine leider unbestimmt gebliebene Larve.

Gastrodes abietis erlangte ich durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Fäustle. Der Lebenszyklus dieser Wanze ist, wie aus der Arbeit von Holste hervorgeht, nicht aufgeklärt. So ist es noch vollkommen unbekannt, wo *Gastrodes* die Sommermonate verbringt, da sie die Fichten- und Kieferzapfen, die ihr für den Winter

als Schlupfwinkel dienen, im Frühling verläßt. Auch ich konnte mein Material nur im Winter aus den Zapfen beziehen. Bei der Präparation fand ich ganz am Ende des Mitteldarmes, also unmittelbar vor den Malpighischen Gefäßen, zwei lange, dünne Schläuche. Durch ihr zartes, etwas unregelmäßiges Aussehen unterschieden sie sich sogleich von den Excretionsorganen. Der äußere Habitus wechselte bei den verschiedenen Exemplaren. Am häufigsten begegnete mir das in Textfig. C festgehaltene Bild: während an der

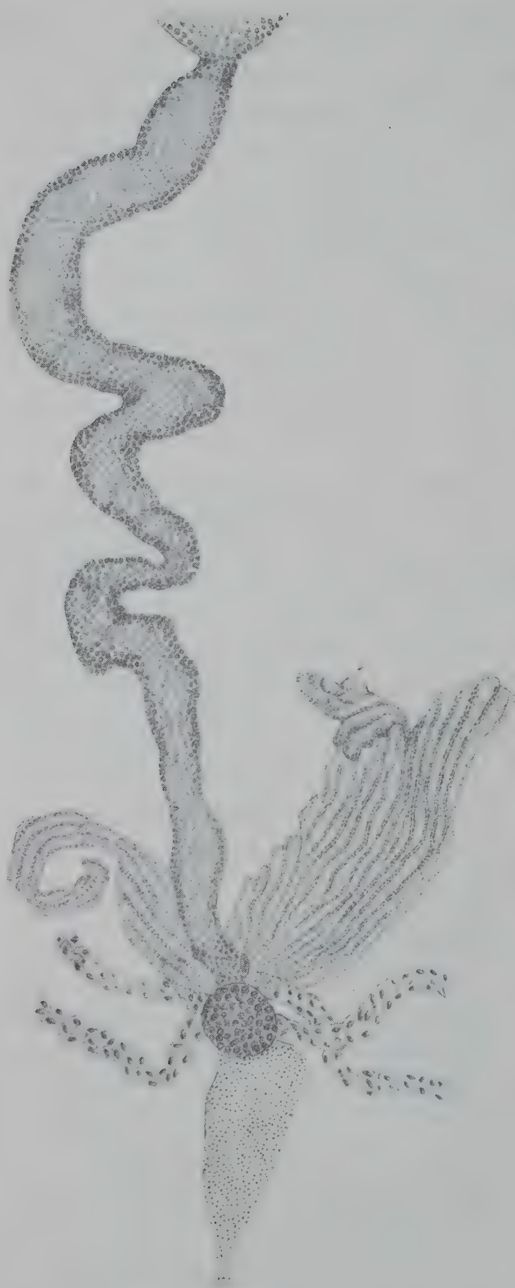


Textfig. C.

einen Seite beide Schläuche getrennt in den Darm münden, fließen sie an der anderen kurz vor ihrer Einmündungsstelle in das Darmrohr in einer gemeinsamen Erweiterung zusammen. Auch die Länge und Gabelung der Gefäße variiert; mit ihren feinen Ästen durchsetzen sie, reich umsponnen von Tracheen, den Fettkörper, von dem

sie zu befreien es sorgfältigster Präparation bedarf. Sie bestehen aus einem einschichtigen Epithel, das große und chromatinreiche Kerne führt und ein verhältnismäßig weites Lumen umspannt (Fig. 21). Vor allem aber muß die Feststellung interessieren, daß hier die Bakterien zu einem großen Teil intracellular geworden sind, ein Umstand, der Forbes, offenbar weil er keine Schnitte von Aphaninenorganen herstellte, verborgen blieb. Da das Plasma im hohen Maße von den zahlreichen Insassen verdrängt wird, sind Zellgrenzen nur schwer zu erkennen. Ebenso reichlich sind die Bakterien im Lumen anzutreffen, wo sie, häufig einzeln oder in kleinen Ansammlungen liegend, die Oberfläche des Epithels umsäumen. Da dieses mit dem Darmrohr in offener Verbindung steht, finden sich auch in letzterem an dieser Stelle häufig die gleichen Bakterien.

Verwandte Bakterienwohnungen, aber viel komplizierter gebaut, zeigten die übrigen Vertreter der Aphaninen. Zahlreiche Blindsäcke liegen hier dicht nebeneinander und bilden, da sie ähnlich wie bei *Pentatoma* reihenweise verlötet werden, 2—3 blattartige Lappen von sehr verschiedener Größe an den Darmseiten. Sie sind so vollständig in das Fettgewebe eingebettet, daß man, um sie freizulegen, sehr achtsam präparieren muß. Bei *Aphanus alboacuminatus* sind es meistens zwei relativ große Lappen, beide untereinander an Größe ganz verschieden, wie auch aus Textfig. D hervorgeht. Hier besteht der eine aus 14—15 sehr ungleich langen Blindsäcken, während das Organ der anderen Seite nur 6—7 Ausstülpungen aufweist. An beiden Seiten liegen die Aussackungen hart am Mitteldarmende. Oft kommt dazu noch ein dritter Lappen, der dann bei *Aphanus* bedeutend an Größe hinter den beiden anderen Abschnitten zurückbleibt. Bei zwei nahe verwandten Gattungen, *Rhyparochromus* und *Peritrechus*, erwies sich das Organ als noch voluminöser, da auch dieses dritte Gebilde an Größe den beiden anderen nicht nachstand. Während sich bei diesen Arten sämtliche drei Lappen unmittelbar um des Mitteldarmende gruppieren, haben die Ausstülpungen bei der unbestimmt gebliebenen Aphaninenlarve von einem viel größeren Teil des Darmes Besitz ergriffen. Wie Textfig. E zeigt, hat hier nur einer der drei gleich großen Lappen seine ursprüngliche Lage unmittelbar am Ausgang des Mitteldarmes behalten; in fast gleicher Höhe mit seinen letzten oberen Blindsäcken beginnt auf der entgegengesetzten Darmseite der zweite Lappen, den noch höher, in wieder einer anderen Ebene liegend, eine dritte Kryptengruppe ablöst. Auf diese Weise dehnt sich hier das Organ über die Hälfte

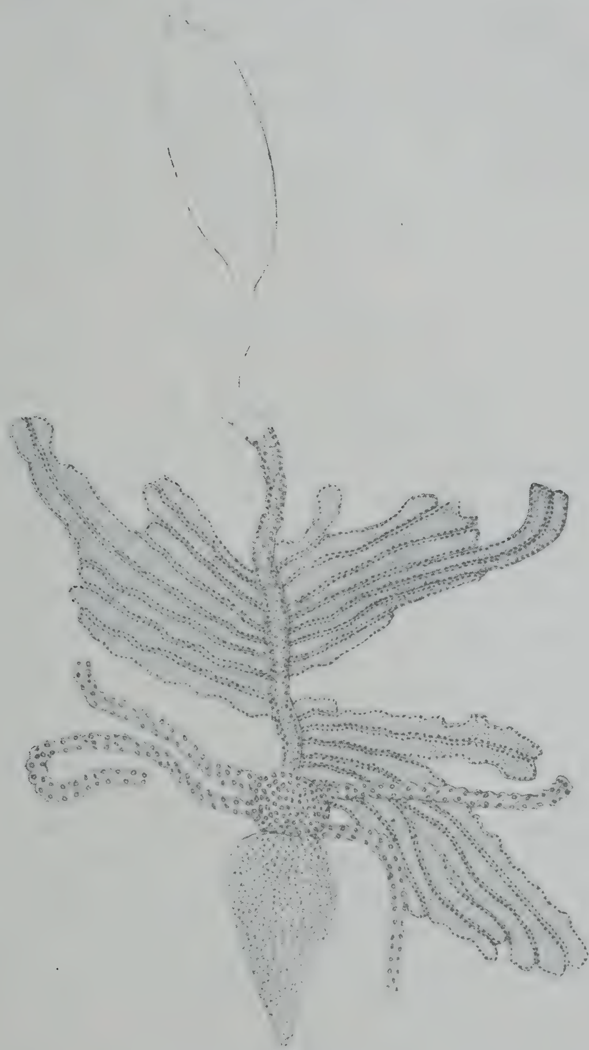


Textfig. D.

des Darmrohres zwischen Magen und Malpighischen Gefäßen aus. Diese in ihrer Länge untereinander sehr variierenden Blindsäcke bilden nur eine einzige Reihe, so daß die Lappen flache Gebilde darstellen. Einen Querschnitt durch zwei solcher Blindsäcke gibt Fig. 20 wieder. Es liegen ähnliche Verhältnisse wie bei *Gastrodes* vor: die reich mit Tracheen versorgten Ausstülpungen führen intra- und extracellulär zahllose Bakterien. Auch hier trifft man sie im Darmlumen an, mit dem die Blindsäcke sämtlich kommunizieren.

Forbes lagen offenbar sehr ähnliche Organe vor. Auf die einfachste Form desselben stieß er bei der den Aphaninen nahestehenden Blissinen. Hier besteht das Organ bei *Blissus leucopterus* aus 5—8 weiten Blindsäcken, die an gemeinsamer Stelle am Darme im Kreise entspringen und sämtlich mit dem Darmrohr in Verbindung stehen. Die Säcke erwiesen sich stark mit Microorganismen ge-

füllt, während alle anderen Organe bakterienfrei waren, abgesehen von einer gelegentlichen Infektion des Darmabschnittes, in den die Säcke münden. FORBES untersuchte ferner *Trapezonotus nebulosus* und



Textfig. E.

Myodocha serripes, bei denen das fragliche Organ dargestellt wird von zahlreichen Blindsäcken, die Seite an Seite in ein einziges Lager angeordnet sind und drei flache blattartige Lappen von ganz verschiedener Größe bilden. Diese haben ein sehr unregelmäßiges Aus-

sehen, da die einzelnen Schläuche, die sie zusammensetzen und die auch hier wieder sämtlich mit dem Darmlumen kommunizieren, in der Länge sehr variieren. Die Darmanhänge werden von reich verästelten Tracheen versorgt und führen immer eine ungeheure Zahl winziger Micrococcen, von denen Forbes hier wie bei *Blissus* angibt, daß sie zwischen den kugeligen Zellen liegen, welche die Ausstülpungen vornehmlich zusammensetzen. Aber bei der nahen Verwandschaft dieser Formen mit den von mir untersuchten Aphaninengattungen kann man wohl annehmen, daß sich die Symbionten auch hier sowohl extra- wie intracellular finden, was, wie gesagt, Forbes wohl nur entging, weil er keine Schnittpräparate angefertigt zu haben scheint.

e) Die Pyrrhocoriden.

Es bleibt jetzt noch übrig, auf eine letzte, vermutlich in Symbiose lebende Gruppe der Heteropteren, die Pyrrhocoriden, einzugehen (Fig. 1). Bei den Exemplaren dieser Art, die von verschiedenen Lokalitäten stammten, ist es das Lumen des Magens, welches ständig von einer Unzahl von Bakterien besiedelt wird. Es sind immer dieselben für diese Form so charakteristischen Stäbchen — wir kommen noch auf sie zurück —, und der Habitus des Ganzen unterscheidet sich von zufälliger Darmbakterienflora. Sie liegen in großen Ballen zusammen oder durchsetzen den Speisebrei allseitig; oft findet man sie, wie wir es schon von den Pentatominen her kennen, mit einer Spitze am Epithel hängen. Während sich dieses bei den übrigen Heteropteren als ein hohes, cylindrisches ergab, ist es bei *Pyrrhocoris apterus*, vermutlich in Zusammenhang mit der starken Bakterienfüllung, stark abgeplattet, wich ja das Kryptenepithel in ganz entsprechender Weise von dem ihm den Ursprung gebenden Darmteil ab. Die vorwiegend einkernigen Zellen führen den chromatin- und nucleolenreichen Kern an der Basis, wo er in grobfaserigem Plasma eingebettet liegt. Das Epithel läßt deutlich einen Cuticularsaum erkennen (Fig. 22). Nach geeigneter Vorfärbung zeigen die Darmzellen dieselben Einschlüsse wie bei den Pentatominen und *Syromastes*.

Am Mitteldarme von *Pyrrhocoris* fallen in der Nähe der Malpighischen Gefäße noch einige merkwürdige Anhänge auf (Fig. 1). Diese in sehr variabler Zahl und Gestalt vorkommenden Blindsäcke werden schon von Dufour erwähnt. Aber während er sie allen Pyrrhocoriden zuschreibt, muß ich mich P. Mayers Ansicht anschließen, der sie in seiner „Anatomie von *Pyrrhocoris apterus*“ auf

die weiblichen Vertreter beschränkt. Wie P. MAYER fand auch ich selten nur eine Ausstülpung an jeder Seite; in den meisten Fällen haben mehrere verschmolzene Blindsäcke ein ganz unregelmäßiges Aussehen angenommen. Stets werden sie von einem starken Tracheenast der am Darm entlang ziehenden Trachee versorgt. Bisweilen finden sich auch noch ein bis zwei sehr kleine Ausstülpungen in wechselnder Entfernung weiter oberhalb am Darmtraktus. Auf Schnitten sieht man ein hohes Cylinderepithel, das ganz dem des übrigen Darmes gleicht; das Lumen, das mit dem Darmrohr in offener Verbindung steht, ist dicht angefüllt mit kleinen, stark lichtbrechenden Einschlüssen. Bakterien konnte ich nicht mit Sicherheit in ihnen feststellen, und so ist es mir leider nicht gelungen, den Zweck dieser Ausstülpungen aufzudecken. Auf ihre eventuell vergleichend-anatomische Bedeutung werden wir später noch zu sprechen kommen.

f) Die Wasserwanzen.

Eigenartige Verhältnisse ergaben die Wasserwanzen. Bei der Präparation von *Notonecta glauca* fiel mir die ungewöhnliche Länge des Enddarmes auf, der hier aus einem schmalen, relativ langen, zu spiraligen Windungen gezwungenen Rohre besteht, das in ein blasenförmig angeschwollenes Rektum überführt (Fig. 7). Ein genaueres Zusehen läßt erkennen, daß die eine fast durchsichtige Seite straff gespannt ist, während der Darm sonst allseitig ein viel kompakteres, undurchsichtiges und voluminöses Aussehen hat. Querschnitte ergeben folgendes Bild (Fig. 8): an der schon bei makroskopischer Betrachtung durchscheinenden Seite erweist sich das Epithel als ein aus vollkommen flachen, gänzlich von jedweden Einschlüssen freien Zellen bestehendes, die in ihrer Größe untereinander variieren. Diese niedrigen Darmzellen gehen meist ganz unvermittelt in die hohen, stark hypertrophierten Zellen über, welche die übrigen Teile der Darmwand — ungefähr zwei Drittel des Umfangs — einnehmen. Letztere färben sich viel intensiver als das normale Epithel. Ihr sehr vergrößerter, unregelmäßig gestalteter Kern zeigt große Chromatinbrocken; er ist in der Mitte der Zelle gelegen (Fig. 23). Zellgrenzen sind schwer auffindbar, da das Plasma sehr dicht und überall durchsetzt ist von Stützfibrillen und zahlreichen Einschlüssen. Letztere sind in ihrem Habitus äußerst verschieden: während die an der Zellbasis liegenden Gebilde stäbchenförmiges Aussehen haben und stark färbbar sind, nehmen sie nach dem distalen Ende zu immer mehr Kugelgestalt an, wobei sie die Färbbarkeit verlieren. Reich-

lich Tracheenäste dringen in das Zellpolster ein und lösen sich dort in feinste Verzweigungen auf. Da diese lokalen Epithelvergrößerungen in ihrem ganzen Bau sehr an ebensolche des Mitteldarmes bei Glossinen erinnern — hier wie dort begegnet man der seltenen Erscheinung, daß starke Tracheenäste in das Epithel eindringen und sich dort verzweigen —, von denen Roubaud nachwies, daß sie von symbiontischen Microorganismen besiedelt sind, ist man versucht, auch diese Gebilde bei *Notonecta* für solche zu halten, zumal ihr Habitus z. T. durchaus Bakterien ähnlich ist, und das Darmlumen an dieser Stelle auf Querschnitten haufenweise Bakterien zeigt. Zerdrückt man das betr. Darmende eines lebenden Tieres, so nimmt man deutlich Bakterien wahr; doch ist auf solchen Präparaten nicht mit Sicherheit nachzuweisen, ob diese dem Lumen oder Plasma entstammen. Daneben zeigt aber lebendes Material unter dem Mikroskop betrachtet eine große Menge Secret, das nur mit den vielen Einschlüssen im Plasma identisch sein kann und das die Vermutung auftauchen läßt, daß es sich doch nicht um fremde Einschlüsse, sondern um ein in der Form sehr wechselndes Secret handelt. In diesem Falle wären die Bakterien hier auf das Darmlumen beschränkt, und wir hätten keinen Grund, von symbiontischen Einrichtungen zu sprechen.

Die gleichen Verhältnisse wie *Notonecta* weisen die Corixiden, Nepiden, Nancoriden und Ranatren auf, doch war es auch hier unmöglich, zu einer einwandfreien Deutung der so verschieden gestalteten Zelleinschlüsse zu gelangen. Für ihre Bakteriennatur spricht, daß sich, außer dem von Roubaud beschriebenen Falle bei Glossinen, meines Wissens nirgends ein solch umgebautes Polsterepithel findet.[1]) — Was den Wohnort der fraglichen Symbionten im ectodermalen Darmteil angeht, so ist ihr Vorkommen hier zwar selten, findet sich aber doch auch in anderen Gruppen verwirklicht. So trifft man im erweiterten Enddarm der Termite *Leucotermes lucifugus* ständig zahllose Flagellaten, die man allgemein nicht als bedeutungslose Kommensalen anzusehen geneigt ist, und durch Petri wissen wir, daß bei der Olivenfliege die Bakterien während der Puppenruhe die Mitteldarmzellen verlassen, um in eine sich zur selben Zeit bildende Aussackung des Pharynx zu schlüpfen, die sie in der Imago als Wohnstätte behalten.

---

[1]) Schon Stuhlmann fielen diese eigenartigen, von Einschlüssen dicht erfüllten Verdickungen des Mitteldarmepithels bei der Tsetsefliege auf; aber die richtige Deutung der Verhältnisse fand erst Roubaud, der die Symbionten sowohl in den stark hyperplastischen Zellen wie im Darmlumen konstatierte.

g) Die nicht in Symbiose lebenden Gruppen.

Nachdem wir die Fälle behandelt haben, in denen sich eine Symbiose hat nachweisen lassen, wobei wir von *Acanthia lectularia* absehen, in der von Buchner neuerdings im Fettgewebe gelegene bakterienführende Mycetome entdeckt wurden, die keine engeren Beziehungen zu den hier beschriebenen Organen aufweisen, ist es angebracht, noch einen Blick auf die übrigen Gruppen zu werfen. In den Familien der Tingiden, Reduviiden, Nabiden, Anthocoriden, Capsiden und den Hydrometriden, die mir z. T. in zahlreichen Arten vorlagen, fahndete ich vergeblich nach Bakterien. Bei den Tingiden und Anthocoriden, als nahen Verwandten der Bettwanze, schien es mir nicht unwahrscheinlich, ähnliche Verhältnisse wie bei dieser zu erwarten; diese Erwartung bestätigte sich jedoch, wie gesagt, nicht.

Betrachten wir jetzt die Familien, deren Vertreter z. T. ein symbiontisches Verhältnis eingegangen, z. T. aber frei von Symbiose sind. Zu letzteren gehören unter den Pentatomiden die Asopinen, den Coreiden die Corizinen — die Alydinen, bei welchen nach Dufour, wie bereits erwähnt, Formen mit und ohne Ausstülpungen vorkommen, lasse ich hier unberücksichtigt, da ich selbst zu wenig Material von ihnen hatte — und schließlich den Lygaeiden die Lygaeinen. Da Dufour von den Pentatomiden nur die echten Pentatominen berücksichtigt, blieben ihm die gänzlich abweichenden Verhältnisse der Asopinen verborgen; dagegen fiel auch ihm die verschiedene Gestaltung des Darmrohres bei den einzelnen Unterfamilien der Coreiden auf. Ebenso wurde schon von Forbes erkannt, daß in der Familie der Lygaeiden kein einheitlicher Bau des Darmtraktus herrscht, wenn er in den Gruppen der Geocorinen *(Geocoris uliginosus)* und der Lygaeinen *(Nysius augustatus)* den Darm frei von irgendwelchen Ausstülpungen traf, wie sie sich, wie wir sahen, bei der verwandten Unterfamilie der Aphaninen in so wechselnder Ausbildung finden. Für die Lygaeinen kam ich bei *Spilostetus saxatilis* zu dem gleichen Resultat.

Der Darmtraktus nun dieser drei nicht in Symbiose lebenden Gruppen, die, wie gesagt, drei verschiedenen Familien angehören, weist, abgesehen von seiner verschiedenen Länge, in seinem makroskopischen Bau einen fast übereinstimmenden Habitus auf. Fig. 2, die den Darmkanal von *Picromerus bidens* wiedergibt, läßt erkennen, daß bei allen diesen Formen der Mitteldarm mit dem Magen abschließt, und zwar bei *Picromerus* fast ganz unmittelbar, während sich bei den Corizinen und Lygaeinen ein kleines Ende Mitteldarm-

kanal hier findet, das aber in keinem Verhältnis zu der Länge dieses Abschnittes bei den symbiontischen Formen steht. Diese auffallende Tatsache läßt wohl keine andere Deutung zu als die, daß seine starke Ausbildung auf den Einfluß der Bakterien zurückzuführen ist. Sicher beherbergten alle Arten die Bakterien ursprünglich im Darmlumen — auch die Entwicklungsgeschichte spricht, wie sich noch zeigen wird, für diese Auffassung — und erst nach längerem Zusammenleben, in welchem sich der Wert der Einwohner für den tierischen Körper herausstellte und möglichste Garantie des Verhältnisses wünschenswert erschien, entstanden gesonderte Wohnstätten, denen aber notwendig ein Auswachsen des fraglichen Darmteils vorangehen mußte. Auf die mutmaßlichen tieferen Gründe solcher sporadischer Verbreitung der Symbiose kommen wir im Schlußkapitel zu sprechen.

h) Vergleichende Betrachtungen.

Überblickt man die verschiedenen Bakterienwohnstätten, die wir bei den Heteropteren kennen gelernt haben, so läßt sich unschwer eine gewisse vom Einfachen zum Komplizierten aufsteigende Ordnung in dieselbe bringen, die offenbar mit einer zunehmenden Innigkeit des Zusammenlebens Hand in Hand geht. Wir werden nicht fehlgehen, wenn wir den Ausgangspunkt der Darmsymbiosen in einer Darmflora sehen, die mit einer gewissen Regelmäßigkeit jeweils mit der Nahrung in das Wirtstier gelangte und hier eine Wirkung entfaltete, die diesem vorteilhaft ist. Zustände, wie wir sie im *Pyrrhocoris*-Magen fanden, stellten dann den Ausgangspunkt für innigere Verhältnisse dar. Eine bestimmte Bakteriensorte wird konstant und gewissermaßen in Reinkultur gezogen, ohne daß jedoch tiefergehende anatomische Anpassungen, insbesondere Neubildungen, zu verzeichnen wären. Aus dem Umstand, daß sonst stets der Magen symbiontenfrei bleibt und hinter diesem ein bei asymbiontisch lebenden Formen ganz fehlender Abschnitt des Mitteldarmes eingeschoben wird, ziehen wir den Schluß, daß diese Lokalisation der Gäste eine zweckmäßigere Einrichtung darstellt. Gleichzeitig begegnet uns das deutliche Bestreben, dieselben aus der gefährdeten Passage des eigentlichen Darmrohres in stillere, dem Verkehr entzogene Gegenden zurückzuziehen. Es kommt zur Kryptenbildung. Als unpraktischste — wenn man so sagen darf — kann man wohl die Entfaltung weniger, aber sehr langer Blindschläuche, wie bei *Gastrodes* ansehen; denn sie machen eine intensive Beeinflussung

des Darminhaltes, die doch offenbar im Interesse des Wirtsorganismus ist, unmöglich.

Daß die Bildung von Blindsäcken dem Insektendarm von vornherein keine Schwierigkeiten bereitet, geht aus dem häufigen Auftreten solcher ohne Besiedelung durch fremde Organismen hervor. Leider wissen wir über die Bedeutung derselben so gut wie gar nichts. Bei *Pyrrhocoris* sind uns ja selbst solche begegnet; Dufour glaubt in ihnen „le rudiment, le vestige d'un organe qui a disparu" zu sehen. „Ne sont-elles pas le simulacre imparfait et fugitif des cordons valvuleux?" fragt er. Ich kann mich seiner Meinung nicht anschließen, da es mir eher wahrscheinlich erscheint, daß in diesen Blindsäcken hier die ersten Anläufe zur Bildung von Bakterienwohnstätten zu sehen sind. Die verschieden zahlreichen und gruppierten Schläuche der Aphaninen muten dann wie tastende Versuche an, einerseits sichere, andererseits zweckmäßige Wohnungen zu schaffen. Allmählich wurden die Ausstülpungen kürzer, erstreckten sich aber dafür über weitere Strecken des Darmes. Eine vermittelnde Rolle zwischen den zahllosen, den Darm in regelmäßiger Anordnung umgebenden Ausstülpungen der Pentatomiden und Coreiden und den eng lokalisierten Aussackungen der Aphaninen stellt dann das Organ der nicht bestimmten Aphaninenlarve dar, bei welcher es sich, verschiedene Seiten abwechselnd bevorzugend, schon über die Hälfte dieses Mitteldarmabschnittes erstreckt. Im *Pentatoma*- und *Syromastes*-Typus aber sehen wir die höchstmögliche Vervollkommnung dieser Symbioseform, und es ist sicher kein Zufall, daß dieser sich gerade bei den im System höchststehenden Wanzen so reich entfaltete.

Bei solcher Betrachtung scheint der Umstand, daß die Aphaninen ihre Symbionten teilweise in die Kryptenzellen aufgenommen haben, nur von geringfügiger Bedeutung, und auch die Tatsache, daß die hochentwickelten Einrichtungen keine intracellularen Symbionten bergen, spricht dafür, daß an dieser Stelle ein derartiger Wechsel des Aufenthaltes nicht gerade im Interesse der Wirte liegt.

Vergleichen wir die Einrichtungen mit den zahlreichen anderen heute bekannten Symbiosen, so ergeben sich wenig Berührungspunkte. Sind ja in der Regel hierbei die Symbionten rein intracellular geworden und leben in den im Bereich des mittleren Keimblattes gelegenen Organen (von den Algensymbiosen sehen wir hierbei völlig ab). Für uns kommen somit hier nur die wenigen Fälle in Betracht, in denen das Darmlumen, Aussackungen des Darmes, das Darmepithel oder beides zugleich besiedelt wird. Da aber auch diese jedesmal

völlig selbständige Erwerbungen darstellen, dürfen wir hierbei nicht mehr als lockere Analogien erwarten. Schon Buchner hat darauf hingewiesen, daß die vorübergehende Aufnahme der Ambrosiapilze in den Magen des überwinternden Borkenkäferweibchens und die damit parallel gehende Sistierung der Verdauung derselben eine Möglichkeit gibt, sich die Entstehung einer dauernden Darmsymbiose vorzustellen (Schneider-Orelli). An Ähnliches bei den pilzzüchtenden Ameisen sei nur kurz erinnert.

Sichere Fälle, die der *Pyrrhocoris*-Symbiose entsprechen, kennen wir zurzeit — von den Flagellaten der Termiten abgesehen — nicht; wir werden aber kaum fehlgehen, wenn wir annehmen, daß ähnliche Zustände, die sich mangels anatomischer Differenzierungen nur schwer mit Sicherheit konstatieren lassen, noch vielfach bisher entgangen sind. Das Lumen von Ösophagusaussackungen wird bei *Culex* und *Anopheles* von niederen Pilzen bewohnt (Schaudinn), ebensolche bei der Imago der Olivenfliege *Dacus olivae* nach Petri, während in der Larve unmittelbar beim Übergang des Anfangs- in den Mitteldarm in letzterem gelegene Aussackungen benutzt werden.

Daß solche Zustände die notwendigen Vorstufen für intracellulare Symbiosen, insbesondere solcher, die das Darmepithel benutzen, sind, liegt auf der Hand. Die Feststellung, daß bei den Aphaninen Lumen und Epithelzellen besiedelt werden, ist ein erneuter Beweis dafür. Auch sonst bestehen überall, wo echte Darmepithelzellen und nicht etwa uachträglich zwischen diese eingekeilte Zellen (*Camponotus, Flaematopinus, Gamasiden*) bewohnt werden, noch enge Beziehungen zum Darmlumen. In den beiden einzigen, bisher bekannt gewordenen Fällen (Anobien nach Escherich und Buchner, Glossinen nach Roubaud [1])) tritt gelegentlich eine stattliche Anzahl Symbionten in das Darmlumen über.

---

3. Die Übertragung der Symbionten.

Zur Aufdeckung des vollständigen symbiontischen Zyklus ist vor allem auch die Kenntnis der Übertragungsweise erforderlich, die bekanntlich in der überwältigenden Mehrzahl der Fälle auf dem Wege der Eiinfektion gesichert wird. Daß auch bei unseren Objekten eine jeweilige Neuinfektion der Larvenstadien nicht in Frage

[1]) Die ähnlich liegenden Verhältnisse der Pupiparen bedürfen noch des eingehenden Studiums.

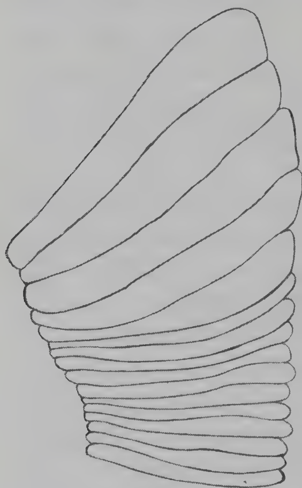
kam, ließ sich unschwer feststellen; denn die die Eischalen verlassenden Tiere erwiesen sich stets als bereits mit den Symbionten ausgestattet.

Die Eiablage findet bei den Wanzen nicht zu jeder beliebigen Jahreszeit statt, sondern ist für die verschiedenen Familien auf bestimmte Monate festgelegt, so z. B. für die Mehrzahl der Pentatominen auf Juni und Anfang Juli. Um die Übertragungsverhältnisse kennen zu lernen, benutze ich *Graphosoma italicum.* Nur sie konnte ich in solchen Mengen haben, wie es nötig war, um den Entwicklungszyklus des Organs festzustellen. Ich fand sie in der weiteren Umgebung Münchens auf einem abgeholzten Hügel, in der Nähe eines Flusses, auf *Aegopodium podograria*; letzteres war übersät von ihnen. Von 30—40 Pflanzen brachte ich einige Tage nacheinander über 1600 Tiere heim. Leider erwiesen sich gerade die Bakterien dieser Art als denkbar ungünstig für das Studium der Übertragung. In einzelnen Exemplaren hatte ich ferner noch Material von *Palomena, Carpocoris* und *Dolycoris.*

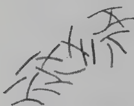
Zunächst untersuchte ich die ganz jungen Eiröhren, da ich an ähnliche Verhältnisse dachte, wie sie Buchner für die Bettwanze fand, wo sich die Bakterien bereits auf sehr frühen Stadien in die Nährzellen begeben, um von hier aus mit dem Nährstrang ins Ei zu gelangen. Als ich keine Symbionten fand, untersuchte ich daraufhin die reifen Eier; ich präparierte sie kurz vor der Ablage aus dem Follikel heraus; auch sie erwiesen sich als bakterienfrei. Nach dieser Feststellung war es auch schon höchst unwahrscheinlich, daß die Pigmentierung der hintersten Follikelzellen mit der Existenz von Bakterien zusammenhinge. Dies bestätigte sich, als ich sie noch speziell daraufhin lebend wie auf Schnitten untersuchte. — Ich dachte dann daran, daß die Bakterien vielleicht gleichzeitig mit den Spermien dem Ei beigegeben würden und sich zu diesem Zwecke in der eigenartigen Blase, die bei *Graphosoma* und *Palomena* den Stiel des Rezeptakulum umgibt, angesammelt hätten. Doch auch hier begegnete ich den Symbionten nie; neben vielem Sekret findet man hier zahlreiche in Resorption begriffene Spermien, von denen Berlese annimmt, daß sie für den Aufbau der Eier verwendet werden, und bei *Graphosoma* lagen häufig dazwischen große parasitische Bakterien. Viele Exemplare, Männchen wie Weibchen, waren gänzlich parasitenfrei, hatten diese aber einmal von einem Tier Besitz ergriffen, so beschränkten sie sich nicht etwa bei dem Weibchen auf das Rezeptakulum, sondern überschwemmten das ganze Individuum: der Follikel, besonders die pigmentierte Zone, das

Fettgewebe, die Malpighischen Gefäße, ja, die letzten Krypten des Bakterienorgans waren von ihnen durchsetzt. Sogar in den reifen Eiern, vor und nach der Ablage, ließen sie sich feststellen.

Erst das genauere, vergleichende Studium der letzten Krypten zur Zeit der Eiablage klärte endlich das Problem einigermaßen auf. Untersucht man ein *Graphosoma*-Weibchen vor oder bald nach der Copula, die in warmen Tagen Ende Mai zuerst zu finden ist, so sind die Krypten in dem hinteren Abschnitt des Bakterienorgans zwar um vieles voluminöser, zeigen aber in ihrer Färbung keinen Unterschied zu den übrigen Ausstülpungen. Auch das Ovar ist mit seinen jungen Eiröhren noch gänzlich unentwickelt und erst in den 3—5 Tagen, die zwischen Copnla und Eiablage liegen, wachsen die Eier heran. Untersucht man ein Tier kurz vor der Eiablage, so fällt neben dem mächtig entwickelten Ovar die starke Färbung der letzten, erheblich vergrößerten (Textfigur F) Krypten auf. *Graphosoma italicum* zeigt diesen letzten verdickten Teil beim legereifen Weibchen stets goldgelb gefärbt. Beim Männchen sucht man wie nach der starken Verdickung so auch nach der Färbung vergeblich. Einen Schnitt durch etwa die Hälfte einer der letzten Krypten eines *Palomena*-Weibchens stellt Fig. 24 dar. Das Plasma ist auf einen schmalen Saum begrenzt. Das mächtige Lumen füllen massenhaft Bakterien an, die besonders den Plasmasaum umdrängen und hier wie fast überall im Lumen einem Netz fadenförmigen Secretes aufgelagert sind. Diese starke Secretablagerung findet sich nur kurz vor der Eiablage in diesen letzten Krypten. Das Secret ist verschiedener Natur bei den einzelnen Arten; war es bei *Palomena* fadenziehend, so waren dagegen bei *Graphosoma* dieselben Regionen von tropfenförmigen Massen erfüllt.



Textfig. F.



Textfig. G.

Neben der Menge der Bakterien fällt ihr, im Vergleich zu denen der übrigen Krypten, veränderter Habitus auf; sie sind bedeutend kleiner, wie auch ein Vergleich mit Textfig. G zeigt, welche Bakterien aus dem Organ eines gerade ausgewachsenen Exemplars wiedergibt. Wie die Lumina besonders der

letzten Krypten, so ist auch das des Mitteldarmes zur Zeit der Geschlechtsreife vollgepfropft mit Bakterien. Ein ganz ähnliches Bild wie diese letzten Krypten bietet ferner das Rektum beim weiblichen Tier vor der Eiablage. Große Bakterienmassen, in Secret eingelagert, das zum Teil sicherlich auch den stark sezernierenden Enddarmzellen entstammt, füllen es an. Je näher das Tier der Eiablage ist, je mehr Bakterienmassen sind in diesen Darmteil eingedrungen. Beim Männchen dagegen sucht man hier in jeder Lebensperiode, auch kurz vor und nach der Copula, vergeblich nach Bakterien.

Da ich nun weder in den Ovareiern, noch im Follikel oder Rezeptakulum den Symbionten im geschlechtsreifen Weibchen begegnete, sie sich im Enddarm dagegen kurz vor der Eiablage in so großen Massen finden und auch hernach im Embryo vor Verlassen der Eischale mit aller Sicherheit nachzuweisen sind, so bleibt für die Art der Übertragung nur die durch den Enddarm möglich. Vagina und Enddarm münden ja unmittelbar übereinander, und man kann sich sehr wohl vorstellen, daß in dem Augenblick, in dem das Ei den mütterlichen Körper verläßt, mit den Spermien ihm auch die Bakterien mitgegeben werden. Auf welche Weise nun die Symbionten, ebenso wie das Sperma, in das bei seinem Austritt aus der Vagina schon von einem dicken Chorion umgebene Ei gelangen, weiß ich nicht. Auch Gross' Arbeit gibt über das Vorhandensein von Micropylen keinen Aufschluß. Aber an der Möglichkeit des Hineingelangens der Bakterien besteht kein Zweifel, da ja auch die Spermien erst zu dieser Zeit in das Ei eindringen.

Eine derartige Übertragungsweise steht bereits jetzt nicht vereinzelt da, wurde vielmehr von Petri für die Olivenfliege in recht ähnlicher Weise festgestellt. Die Symbionten bewohnen hier in der Imago eine Ösophagusaussackung, die Ovarialeier bleiben steril, aber der Enddarm bildet unmittelbar vor seiner Ausmündung eine Anzahl Ausstülpungen, die mit den gleichen Organismen gefüllt, lediglich die Aufgabe haben, im Augenblick der Eiablage auf die Micropylenregion eine Anzahl durch Secret verklebter Bakterien aufzugeben, die in der Folge in das Ei bzw. den jungen Embryo übertreten. Bei unserem Objekt sind eigene Einrichtungen dafür eben nicht nötig, da die primären Wohnstätten dem Enddarm schon so sehr nahegerückt sind und eine reiche Füllung desselben mit Infektionsmaterial garantieren können. Daß aber die letzten der Krypten lediglich im weiblichen Geschlecht und gerade zur nötigen Zeit die geschilderte Hypertrophie erleiden, gibt uns wieder einmal

einen überraschenden Einblick in die erstaunliche Innigkeit und Zweckmäßigkeit der Beziehungen zwischen Gast und Wirt. Daß in den beiden Fällen, in denen in so ähnlicher Weise auf Eiinfektion verzichtet wird, die Symbionten im Darmlumen leben, ist sicher nicht zufällig, sondern läßt vermuten, daß sich damit eben der Ovarialinfektion sehr große Schwierigkeiten entgegenstellen.

Auch zu der Übertragungsweise der symbiontischen Hefen der Anobien, wie sie von Buchner beschrieben wurde, ergeben sich Beziehungen, denn auch hier werden in der Nähe der Geschlechtsöffnung in besonderen Schläuchen Symbionten deponiert und bei der Eiablage auf das Chorion befördert, um hier allerdings erst von den ausschlüpfenden Larven aktiv mit der Schale in den Darm befördert zu werden. Auch hier leben die Symbionten zwar nicht mehr im Darmlumen, sind aber immerhin nur in gewisse entodermale Darmepithelzellen übergetreten und haben noch enge Beziehungen zum Darmlumen (zeitweisen Übertritt) beibehalten.

Es ist nun interessant, daß sich bei der Bettwanze, Hand in Hand mit der Besiedelung im Bereich des Mesoderms gelegener Organe, alsbald eine Infektion der Ovarialeier einstellt.

---

4. Die Entwicklung der Darmanhänge.

Sinngemäß würde sich nun die Schilderung der Embryonalentwicklung des Darmes und die Beziehungen der Bakterien zu dieser anschließen. Von einer Untersuchung derselben mußte ich jedoch vorläufig absehen, denn das Chorion der Eier erwies sich als so dick und undurchlässig, daß selbst nach langem Liegen in Alkohol der Dotter noch flüssig ist; sogar wenn die Eier angestochen und wieder wochenlang in 96 proz. Alkohol lagen, fließt er noch, so daß an ein Schneiden der Eier nicht zu denken ist. Wenn nun 6—8 Tage nach der Ablage Augen und Eizahn deutlich sichtbar sind, lassen sich die Embryonen herauspräparieren; aber auch jetzt noch erwies sich das Material als so spröde, daß ich viele Verluste hatte und nur wenige Exemplare zum Schneiden verwenden konnte. So sah ich bald, daß mein Material nicht reichen würde, um den embryonalen Entwicklungsgang vollkommen aufzudecken. Da die *Graphosoma*-Bakterien solch ungünstiges Objekt für Übertragungsstudien sind — die parasitischen großen Bakterien lassen sich dagegen leicht im Eidotter feststellen —, wird es praktischer sein, sich

Material von *Palomena* oder noch besser, wenn möglich, von *Pentatoma rufipes* zu verschaffen. Vorher denke ich im Frühjahr, zur Zeit der Geschlechtsreife von *Gastrades*, den Versuch zu machen, diese zu züchten; vielleicht erweisen sich die Eier der Lygaeiden als weniger spröde.

Sowohl bei *Palomena* wie bei *Graphosoma* stellte es sich durch Untersuchung lebenden Materials heraus, daß sich die Symbionten bis kurz vor dem Ausschlüpfen im oberen Mitteldarmabschnitt aufhalten, umgeben von Dotter. Hier bilden sie, eingelagert in Secret, eine zusammenhängende Masse, die sich auf Schnitten nur schwer vom Dotter unterscheiden läßt; im Leben aber, nach einem leichten Druck auf den betreffenden Darmteil kommen die Bakterien mit aller Deutlichkeit zum Vorschein.

Gleich nach dem Ausschlüpfen verlassen die Bakterien den oberen Mitteldarmabschnitt und begeben sich in die untere Region, die bei der Imago von den Krypten umgeben ist. Von diesen späteren Wohnstätten der Symbionten ist, wenn der Embryo die Eischalen verläßt, noch nichts zu sehen. Der Mitteldarm bildet ein Rohr ohne jegliche Anhänge (Fig. 3), auch von einem erweiterten Teile, dem späteren Magen, ist noch keine Andeutung vorhanden. Es lassen sich zu dieser Zeit nur zwei Teile am Mitteldarm unterscheiden, die in ihrer Länge ungefähr einander gleichen, nämlich ein oberer weiterer und ein unterer engerer Abschnitt. Die Lagerung dieses letzteren Darmteils in der Larve ist schon jetzt genau dieselbe wie bei der Imago: dicht unter den Tergiten, unmittelbar unter der Stinkdrüse — sie befindet sich im Embryo und der Larve noch dorsal — liegt dieser Teil des Darmrohres in derselben Halbkreisform, die beim ausgewachsenen Tiere für das symbiontische Organ charakteristisch ist. In diese Region nun begeben sich die Bakterien während und sofort nach dem Ausschlüpfen. Während sie anfangs hier noch in größeren Secretballen stecken, befreien sie sich allmählich immer mehr von letzteren und dringen ständig weiter in den unteren Teil des Darmrohres vor. Einen Querschnitt durch diesen larvalen Darmteil, kurz nach dem Ausschlüpfen, gibt Fig. 9 von *Carpocoris* wieder. Die großen cylindrischen Zellen führen die beiden Kerne, in dichtes Plasma eingebettet, an der Basis, während ihr peripherer Teil von großen Secretbrocken angefüllt wird. Im Lumen liegen zahlreiche Bakterien. Die vielen getroffenen Tracheenstämme geben eine Vorstellung davon, wie dicht der Darm schon jetzt umsponnen wird.

Bis zur ersten Häutung vergehen 6—8 Tage; makroskopisch

betrachtet ändert dieser Darmteil bis dahin kaum sein Aussehen. Präpariert man ihn aus dem Tiere heraus, so fällt sein etwas voluminöserer, scheinbar durchsichtigerer Habitus und sein bedeutendes Längenwachstum auf. Die Fig. 11 u. 10 geben im Quer-, resp. im Längsschnitt ein Bild von diesem Stadium wieder. Das Plasma der Epithelzellen ist auf einen bedeutend schmaleren Saum von den in ständiger Vermehrung begriffenen Symbionten zurückgedrängt, unter deren Einwirkung der Darm begonnen hat, sich an vier Seiten schwach auszustülpen. Aus dem dichten Plasma, das Zellgrenzen schwer erkennen läßt, sind die Secretkörner vollkommen verschwunden; da sich im Lumen nur vereinzelt welche finden, müssen sie aufgebraucht worden sein.

War die Vermehrung der Bakterien schon bisher eine ganz gewaltige, so nimmt sie von jetzt ab in noch gesteigertem Maße zu. Wie die Fig. 12 (Querschnitt) und 13 (Längsschnitt) zeigen, füllen sie zur Zeit der zweiten Häutung, die etwa 14—18 Tage nach der ersten stattfindet, das ganze Lumen dicht aus. Die weitere Entwicklung der Krypten habe ich an *Palomena prasina* verfolgt, von der Fig. 14 einen Larvendarm im Querschnitt kurz vor der dritten Häutung wiedergibt. Dieser zeigt die ungeheure Masse der Bakterien, deren größte Menge sich jetzt schon auf die Lumina der Ausstülpungen konzentriert hat. Letztere sind bedeutend herangewachsen und werden schon bei Lupenbetrachtung als vier, den Darm in gesetzmäßiger Anordnung umgebene Reihen wahrgenommen.

Während die Figuren bis hierin alle bei der gleichen Vergrößerung gezeichnet wurden, war das für das in Fig. 15 dargestellte Stadium nicht mehr möglich, das den Darm mit seinen inzwischen gewaltig herangewachsenen Ausstülpungen nach einer weiteren Häutung zeigt. Diese haben jetzt das Darmrohr um das Vielfache seines Durchmessers überholt. Bei makroskopischer Betrachtung bemerkt man die ersten Anfänge spiraliger Windungen der Kryptenreihen. Diese Drehungen nehmen dann schnell zu, und vor der letzten Häutung hat das Bakterienorgan makroskopisch ganz das Aussehen, wie es für die Imago typisch ist (Fig. 4). Die Windungen kommen also erst nachträglich zustande und erklären sich so, daß die Krypten am blinden Ende praller gefüllt sind als an der Mündungsstelle und infolgedessen durch Windung den nötigen Platz gewinnen müssen. Ein Querschnitt dieses Stadiums — also vor der letzten Häutung — ergibt vom Darm und seinen Anhängern vollkommen das gleiche Bild, wie es Fig. 16 von einer *Carpocoris*-Imago wiedergibt. Nur die Verbindungen zwischen Darm- und Kryptenlumen,

die beim erwachsenen Tier schwer auffindbar, sind hier noch als breite Zugänge deutlich sichtbar.

Wenn wir nun auf die Pigmentverhältnisse zu sprechen kommen, müssen wir auf die Embryonen kurz vor Verlassen der Eischale zurückgreifen, denn schon bei ihnen tritt das den geringeren Durchmesser aufweisende Mitteldarmende meist durch seine Pigmentierung hervor. Diese wechselt bei den einzelnen Arten. Während der Abschnitt bei *Palomena prasina* eine goldgelbe Farbe besitzt, ist er bei *Carpocoris fuscispinus* schwach rosa pigmentiert; bei letzterer Art zeigt er also von vornherein diejenige Färbung, die auch für die Imagines der betr. Art typisch ist. Dagegen schwindet bei *Palomena* das goldgelbe Aussehen etwas vor der dritten Häutung, und das Organ ist von jetzt ab, wie beim erwachsenen Exemplar dieser Art, vollkommen weiß. Hier zeigt also der Darm embryonal und durch einen Teil der larvalen Entwicklung diejenige Pigmentierung, die bei der Imago nur den letzten Krypten des legereifen Weibchens eigen ist. Wieder anders verhält es sich bei *Graphosoma*. Hier ist der Darm in seiner ganzen Länge von Anfang an vollkommen unpigmentiert, genau wie beim ausgewachsenen Individuum, zeigt also zu keiner Zeit das gelbe Pigment, das den vergrößerten letzten Krypten beim Weibchen kurz vor der Eiablage zukommt. Angesichts der Unmöglichkeit, die Stoffwechselvorgänge in dem Wanzenkörper zu überschauen, können wir augenblicklich nicht viel mehr, als diese eigentümlichen Verhältnisse registrieren. Da man auch sonst vielfältig festgestellt hat, daß den Symbiontenorganen ganz ähnliche spezifische Pigmente von blaßrosa und hellgelb bis tief orangefarben zukommen (Cicaden, Schildläuse, Aleurodiden), so liegt es nahe, sie irgendwie in Zusammenhang mit der spezifischen Tätigkeit der Symbionten zu bringen. Da nun aber die Färbung dieses Darmteiles derart wechselnd ist, daß bei einer Art die für diese charakteristische Pigmentierung von Anfang an vorhanden ist, bei einer anderen dagegen mit der Färbung übereinstimmt, wie sie dem Weibchen nur im geschlechtsreifen Zustande in seinen letzten Ausstülpungen zukommt, um bei einer dritten Art schließlich nie irgendeinen Farbstoff aufzuweisen, so bin ich in einer derartigen Annahme wieder schwankend geworden. Eine andere Möglichkeit scheint mir die zu sein, daß dieser Darmteil im embryonalen und larvalen Zustande seinen Farbstoff von der Stinkdrüse empfängt, mit der er bei den meisten Arten in seiner Färbung so auffallend harmoniert. Von den von mir untersuchten Arten macht nur *Graphosoma italicum* eine Ausnahme, bei welcher der vollkommen

pigmentfreie Darm der tief orangegefärbten Stinkdrüse aufliegt. Es war weiter auffallend, daß bei den *Palomena*-Larven Hand in Hand mit dem Pigmentschwund des Bakterienorgans auch ein beträchtlicher Rückgang der schwarzen Färbung des Chitins zu konstatieren war. So ist bei den jungen Larven der Thorax bis zur zweiten Häutung vollkommen schwarz; zwischen der zweiten und dritten Häutung verliert er immer mehr von seinem schwarzen Aussehen — also zu einer Zeit, in der auch das Bakterienorgan eine weiße Farbe annimmt —, und nach der dritten Häutung erscheint die Farbe vollkommen grün. Schließlich ist zu betonen, daß bei *Palomena* und *Carpocoris* der künftig bewohnte Darmteil schon pigmentiert ist, bevor die Symbionten eingerückt sind.

Wenn ich andererseits für *Carpocoris*, *Pentatoma*, *Palomena*, *Graphosoma*, wie für die Acanthosomen beim legereifen Weibchen ergab, daß hier die die Infektionsstadien bergenden Krypten gelb pigmentiert sind, und die gelbe Färbung eine um so intensivere wird, je näher das Tier vor der Eiablage steht, je mehr also besonders in diesen letzten Krypten die Bakterien in steigender Vermehrung begriffen sind, so erscheint hier wiederum die Annahme eines ursächlichen Zusammenhangs zwischen Bakterien und Pigment nicht unwahrscheinlich.

Die Entwicklung des symbiontischen Organs ergibt, daß die Bildung der Wohnstätten hier auf den Einfluß der zukünftigen Bewohner selbst zurückgeht. Gleiche Verhältnisse wurden von Buchner für die Anobien aufgedeckt, bei welchen das Darmepithel der jungen Imago anfangs vollkommen dem der Larve gleicht und sich die für das erwachsene Tier typischen großen Aussackungen erst auf einen Reiz der Symbionten hin bilden. Der tierische Organismus verhält sich hier also ganz anders als beispielsweise bei den Aphiden und Glossinen, wo das Wirtstier die Wohnsitze für die kommenden Gäste vorher bereitstellt.

---

5. Bakteriologisches.

Von der Bakteriennatur der Symbionten habe ich mich immer sogleich nach Abtöten eines Tieres überzeugt. Nach Zerzupfung des fraglichen Organs traten die Bakterien immer mit aller Deutlichkeit hervor. Es handelte sich um unbewegliche, mehr oder weniger lange Stäbchen. Die Stärke der Infektion ist für die verschiedenen Formen charakteristisch. So führen z. B. die Acantho-

sominen, wie sich schon aus den histologischen Verhältnissen ergab, eine ungeheure Menge von Symbionten. Ein stark ausgebildetes Bakterienorgan zeigen ferner die Gattungen *Dolycoris* und *Carpocoris*. Auch die vier weißen Schläuche der *Graphosoma italicum* waren prall gefüllt, wie auch das orangefarbene Organ bei *Pentatoma rufipes*. Spärlicher gefüllt sind die Krypten bei *Palomena* und *Syromastes*.

Wie die Menge so ist auch der Habitus der Bakterien für jede Art typisch. Die größten Formen fand ich bei *Pentatoma rufipes*, wo ihre Länge durchschnittlich 22 μ beträgt. Noch relativ stattliche, wenn auch wesentlich kleinere Formen führt *Palomena* in ihren Krypten. Um bedeutend kleinere, auch ganz gerade Formen, handelt es sich bei *Carpocoris* und *Dolycoris*. Auf die kleinsten kokkenartigen Symbionten trifft man bei *Syromastes*, wogegen die Acanthosomine *Plasmostethus* in der Größe etwa zwischen den Bakterien der *Pentatoma* und *Palomena* stehende Formen und zwar ungefähr gleich viele gerader und gewundener Form beherbergt. Die Bakterien von *Pyrrhocoris* sind strichförmig schmale Gebilde. Neben vielen kurzen Bakterien kommen unendlich lange kettenförmige Fäden vor. In den ganz jungen Larven sind diese hier besonders langen Stadien in der Überzahl vorhanden.

Über die Frage, ob jede Art die für sie charakteristischen Symbionten aufgenommen hat, oder ob sich diese erst innerhalb des Wirtskörpers differenziert haben, geben vielleicht auch einmal Reinkulturen Aufschluß. Die Annahme einer Anpassung der Gäste an den Wirtsorganismus erscheint mir nicht so befremdlich, wenn man aus einem Vergleich der normalen Bakterien und ihrer Infektionsstadien ersieht, wie sehr verschieden ihr Habitus werden kann. So haben z. B., wie schon erwähnt, die normalen Bakterien bei *Pentatoma rufipes* eine Länge von 22 μ, während ihre Infektionsstadien nur 9,5 μ lang sind (Fig. 17 u. 25).

Auf Ausstrichen (lufttrocknen und mit Karbolfuchsin oder Methylenblau gefärbt) zeigten die Bakterien wenige Einzelheiten. Auf Schnitten ließen sie sich besonders klar mit der Gramschen Färbung darstellen. Dabei zeigten sie sich als „Gram positiv“, behielten also die Blaufärbung. Auch erzielte ich nach Fixierung mit Flemming und Behandlung mit Heidenhain eine besonders distinkte, intensive Färbung der Bakterien.

Um der Bedeutung der Symbiose für den Wanzenorganismus nachzugehen, habe ich einige Kulturversuche mit den Bakterien gemacht. Diese Versuche wurden im botanischen Institut zu Nymphenburg ausgeführt unter Anleitung von Herrn Prof. Dr.

Burgeff, dem ich für seine ständige Anregung und Unterstützung zu großem Dank verpflichtet bin. Da die Versuche aber noch in den Anfängen stehen und zurzeit noch keine Rückschlüsse auf den Zweck des Zusammenlebens gestatten, möchte ich hier nicht näher darauf eingehen.

---

6. Die Bedeutung des Zusammenlebens.

Der einzig sichere Weg, sich eine Vorstellung von dem Wert der Symbiose zu machen, besteht ja zweifellos in einer Analyse der in Reinkulturen sich offenbarenden Eigenschaften (Enzyme) der Symbionten. Daneben aber dürfen wir auch nicht unversucht lassen, aus der Ernährungsbiologie der Wirte und der Topographie der symbiontischen Organe Schlüsse zu ziehen, die uns wenigstens die Richtung zu weisen imstande sind, in der der Nutzen der Symbiose liegt.

Das Vorkommen der Bakterien im Darmlumen selbst oder in Ausstülpungen des Darmes, die in engster Beziehung zu diesem stehen, weist zunächst deutlich darauf hin, daß der Nutzen des Wirtstieres hier sicher auf ernährungsphysiologischem Gebiete liegt. Unter keinen Umständen werden bei der Heteropterensymbiose die Bakterien selbst vom tierischen Organismus verdaut, wie es auch wohl denkbar wäre, da sie oft in großen Mengen nicht nur ihre Wohnstätten sondern auch das Darmlumen anfüllen; irgendwelche morphologische Veränderungen waren niemals an ihnen erkennbar. Wie schon erwähnt, zeigten makroskopische rein histologische Untersuchungen des Organs nach der langen Winterruhe, in der keine Nahrung aufgenommen wird, die Krypten genau so stark gefüllt wie im Sommer und ließen durchaus keine Degeneration der Insassen wahrnehmen. Nach dieser Feststellung war schon mit einem negativen Resultat der in den Sommermonaten unternommenen Hungerversuchen zu rechnen. Dies bestätigte sich an Versuchen mit *Carpocoris* und *Pyrrhocoris.* Die Tiere ertrngen den Hunger verschieden gut, einige 2—3 Wochen lang; selbst bei den matt und langsam umherkriechenden Exemplaren, die man als nahe vor dem Tode befindlich erkennen konnte, zeigten die zahllosen Bakterien einen unveränderten Habitus. Danach steht es sicher, daß sich das Wirtstier lediglich der von den Symbionten produzierten Enzyme bedient. Für die Art dieser Stoffe gewinnen wir wichtige Anhaltspunkte beim Vergleich der in Symbiose befindlichen mit den sym-

biontenfreien Gruppen. Es ergaben sich unter den Pentatomiden die Fleischkost bevorzugenden Asopinen als bakterienfrei, während ihre nahen Verwandten, die sämtlich Pflanzensäfte saugen, ein symbiontisches Verhältnis eingegangen sind. Dieselben Verhältnisse wie die Asopinen wiesen die die gleiche Nahrungsauswahl treffenden Reduviiden und Nabiden auf. Was die übrigen Familien angeht, so bevorzugen sie, soweit man überhaupt über ihre Nahrungsquellen genau orientiert ist, Pflanzensäfte, und die symbiontischen und symbiosefreien Formen zeigen in dieser Hinsicht keine Unterschiede.

Aus diesen, die ganze Familie der Heteropteren umfassenden, Untersuchungen geht hervor, daß sich in dieser Gruppe die Symbiose treibenden Formen auf die vornehmlich Pflanzensäfte saugenden Arten beschränken. Es besteht also scheinbar kein Bedürfnis nach Symbionten bei der Spaltung des tierischen Eiweiß. Nur die Bettwanze nimmt hier eine Sonderstellung ein; bei ihr, wie überhaupt bei der großen Gruppe der Blutsauger, die sich, so weit es aus neueren Untersuchungen von Buchner und Reichenow hervorgeht, alle in Symbiose befinden, sind Anzeichen dafür vorhanden, daß die Symbionten bei der Blutverdauung eine Rolle spielen.

Mit der Beschränkung der Heteropterensymbiose auf die Pflanzenkost vorziehenden Gruppen ist wenigstens der erste Fingerzeig für die Inangriffnahme des physiologischen Problems dieser Symbiose gegeben. Daß es nicht leicht sein wird, hier zu sicheren Ergebnissen zu kommen, beweisen die noch unveröffentlichten Untersuchungen von Schwartz an Homopteren, dem es trotz seiner, in vielseitigster Weise mit Erfolg angestellten Kulturversuchen mit den Schildlaus-Symbionten nicht gelang, die Bedeutung der Symbiose für das Wirtstier eindeutig festzulegen.

Literaturverzeichnis.

Berlese, A.: Gli Insetti. Milano 1909.

—: Fenomeni che accompagnano la fecondazione in taluni insetti. Rivista di Patologia Vegetale Vol. 7. Fireuze 1899.

Buchner, P.: Tier und Pflanze. Berlin 1921.

—: Über ein neues, symbiontisches Organ der Bettwanze. Biol. Centralbl. Bd. 41 Nr. 12 1921.

Dufour: Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères. Mém. des Savantsétrang. à l'Acad. d. Sc. 1833.

Forbes: Bacteria normal to digestive organs of Hemiptera. Bull. Illinois State Lab. nat. hist. Art. 1 Vol. 4 1892.

Gross: Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jahrb. Bd. 18 Anat.

Holste: Fichtenzapfen- und Fichtensamenbewohner Oberbayerns. Zeitschr. f. angewandte Entom. VIII p. 125 1922.

Huebner, Th.: Fauna Germania. Ulm 1891.

Leydig, Fr.: Lehrbuch der Histologie. Frankfurt a. M. 1857.

Mayer, P.: Zur Anatomie von Pyrrhocoris aptera. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1874.

Oshanin, B.: Katalog der paläarktischen Hemipteren. Berlin 1912.

Petri: In qual modo i batteri della Mosca olearia sieno trasmessi dell' adulto alla larva. Rend. R. Acc. Lincei Vol. 16 1907.

Roubaud, E.: Les particularités de la nutrition et la vie symbiotique chez les mouches tsetsés. Ann. Inst. Pasteur T. 33 1919.

Schaudinn, Fr.: Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochäte. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 20 1904.

Schneider, Orelli, Otto: Die Übertragung und Keimung des Ambrosiapilzes von Xyleborus dispar F. Naturwiss. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtschaft 9. Jahrg. 1911.

Stuhlmann, Fr.: Beiträge zur Kenntnis der Tsetsefliege (Gl. fusca und Gl. tachinoides). Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 26 Heft 3. Berlin 1907.

Tafelerklärung.

Tafel 14.

Fig. 1. Darmtraktus von *Pyrrhocoris apterus*. 20× vergr.

Fig. 2. „ „ *Picromerus bidens*. 10× verg.

Fig. 3. „ „ *Graphosoma italicum*, sofort nach dem Ausschlüpfen. 50× vergr.

Fig. 4. Darmtraktus von *Carpocoris fuscispinus*. 20× verg.

Fig. 5. „ „ *Alydus calcaratus*. 20× vergr.

Fig. 6. „ „ *Syromastes marginatus*. 20× vergr.

Fig. 7. Enddarm von *Notonecta glauca* (Rektalblase schematisiert).

Fig. 8. Querschnitt durch den Enddarm von *Notonecta glauca*. Oc. 8, Obj. 5.

Tafel 15.

Fig. 9. Querschnitt durch den Mitteldarm von *Graphosoma italicum*, direkt nach dem Ausschlüpfen. Oc. 6, Ölimmers.

Fig. 10. Mitteldarm von *Graphosoma italicum* nach der 1. Häutung, Längsschnitt. Oc. 6, Ölimmers.

Fig. 11. Dasselbe, Querschnitt. Oc. 6, Ölimmers.

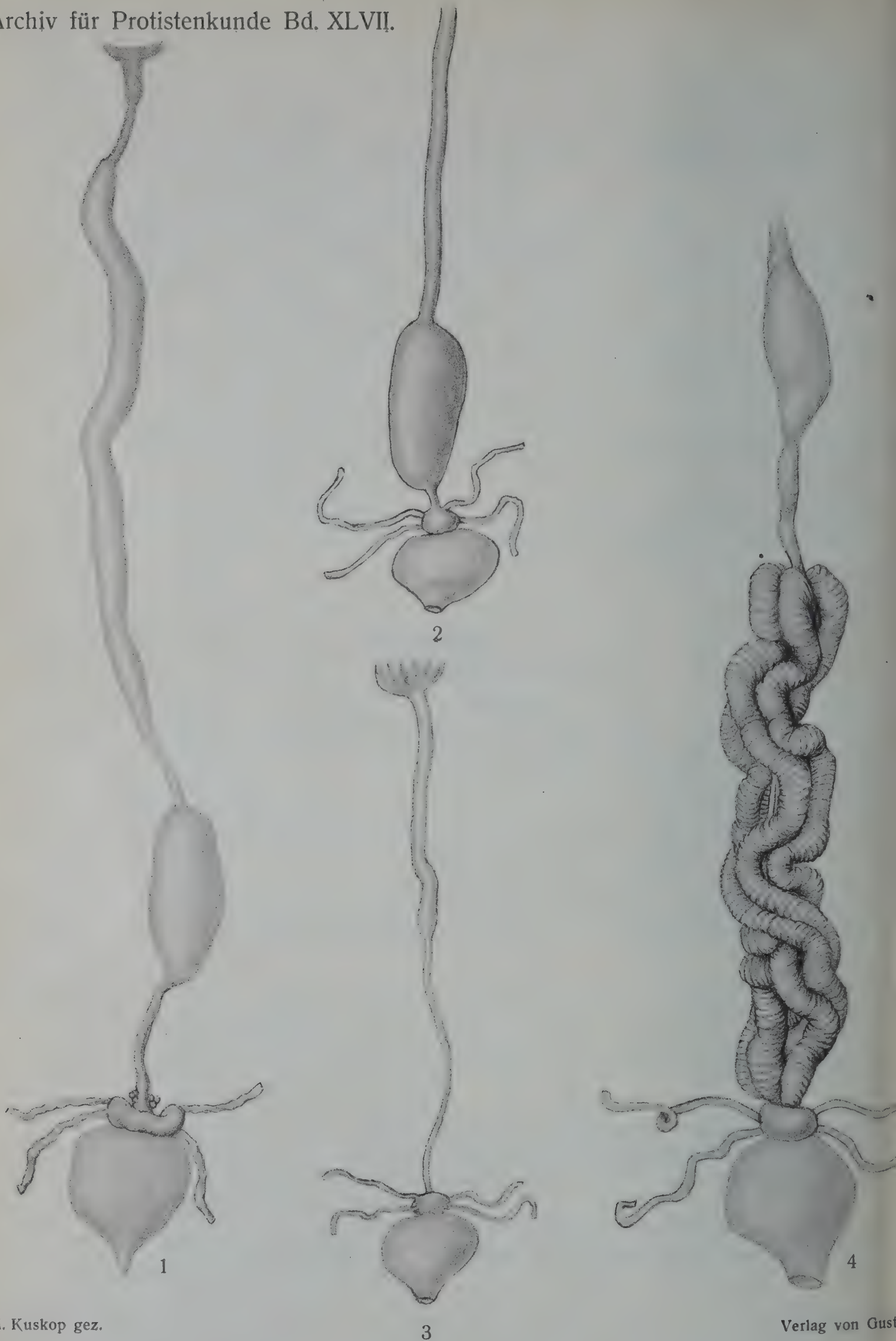
Fig. 12. „ nach der 2. Häutung, Querschnitt. Oc. 6, Ölimmers.

Fig. 13. „ nach der 2. Häutung, Längsschnitt. Oc. 6, Ölimmers.

Fig. 14. Querschnitt durch den Mitteldarm von *Palomena prasina*, nach der 3. Häutung. Oc. 6, Ölimmers.

Fig. 15. Dasselbe zwischen 4. und 5. Häutung. Oc. 6, Obj. 5.

Fig. 16. Querschnitt durch den Mitteldarm mit seinen Anhängen von *Carpocoris fuscispinus*. Oc. 1, Obj. 5.

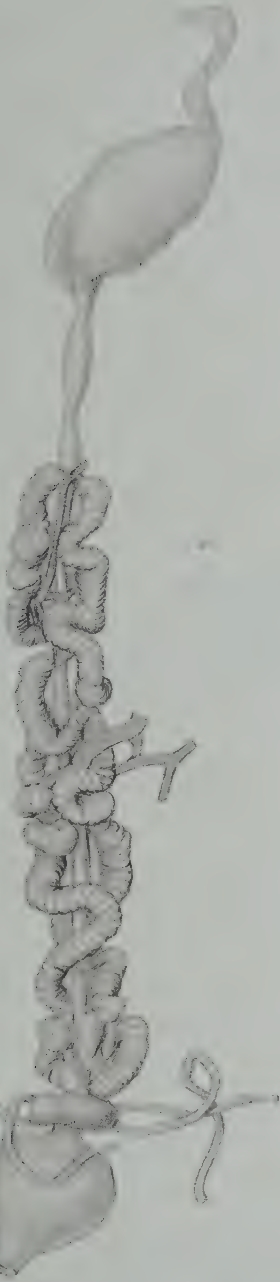


M. Kuskop gez.

Verlag von Gust



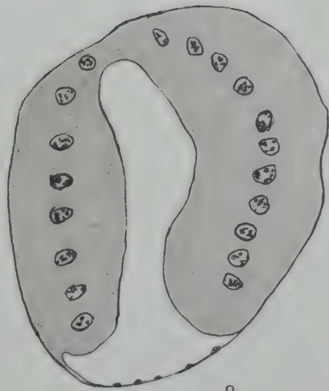
5



6



7



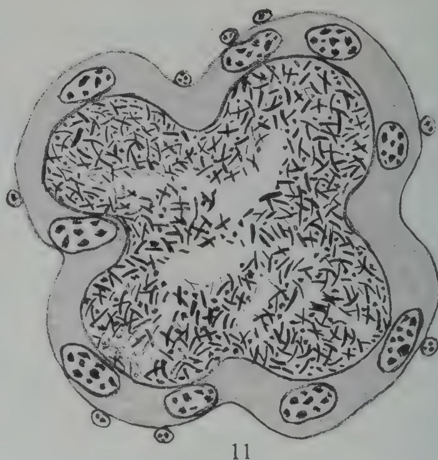
8

in Jena.

Druck von Sinsel & Co. G. m. b. H., Leipzig-Oetzsch.



9



11





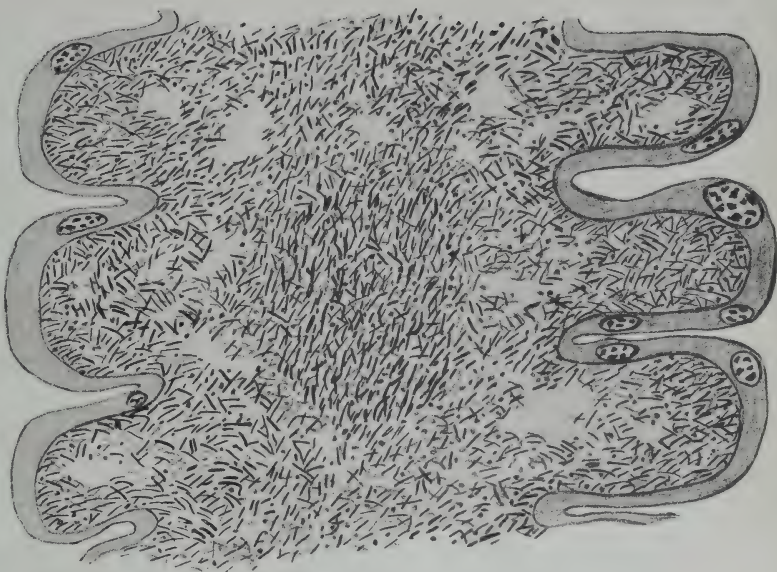
10

14

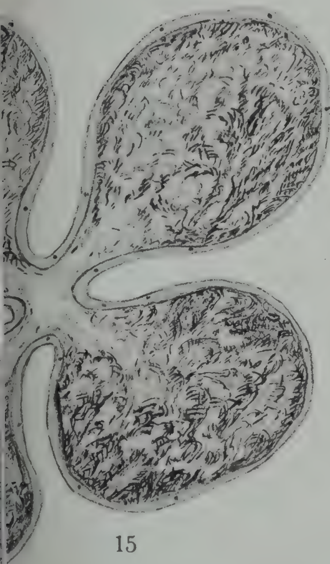
M. Kuskop gez.

Verlag von Gu

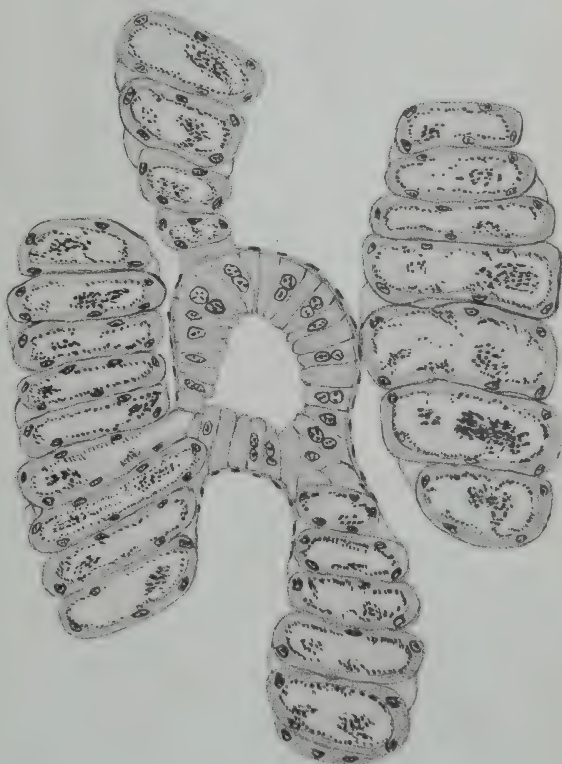




13



15

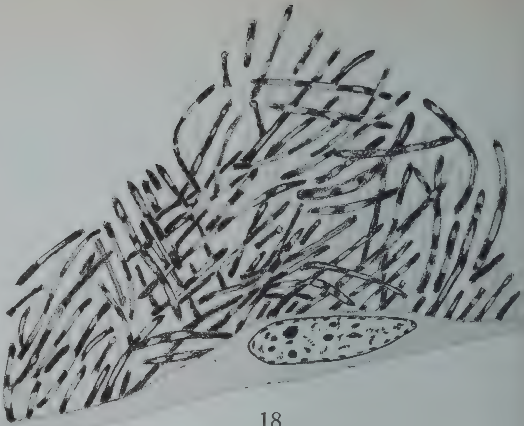


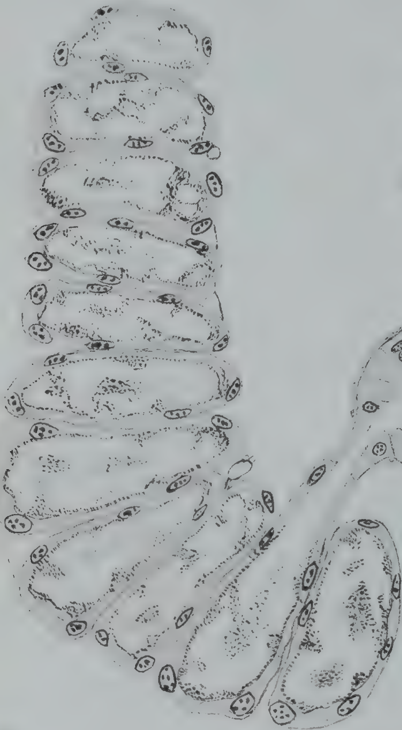
16

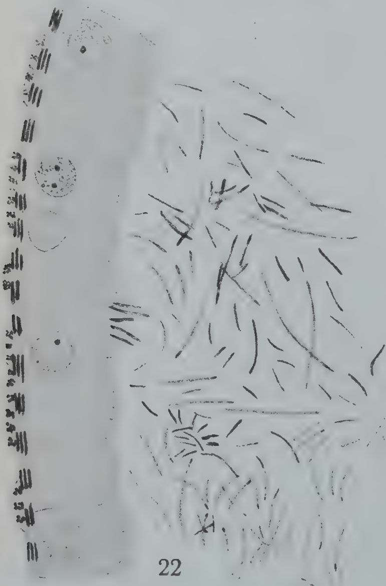
…er in Jena.

Druck von Sinsel & Co. G. m. b. H., Leipzig-Oetzsch.


17


18


19


22


23

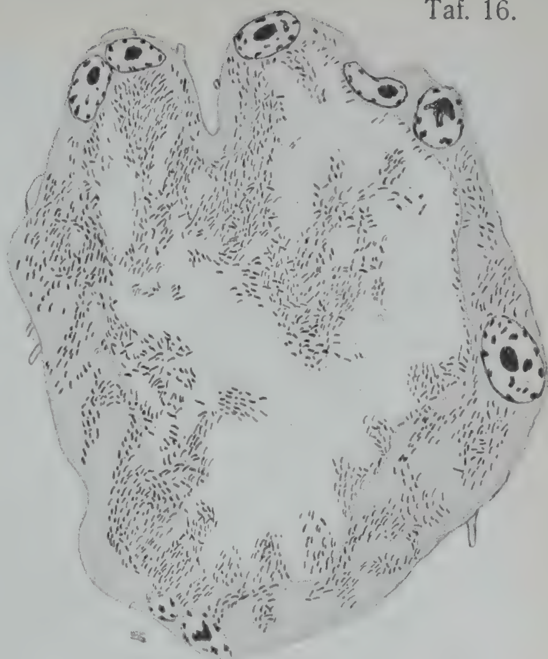


M. Kuskop gez.

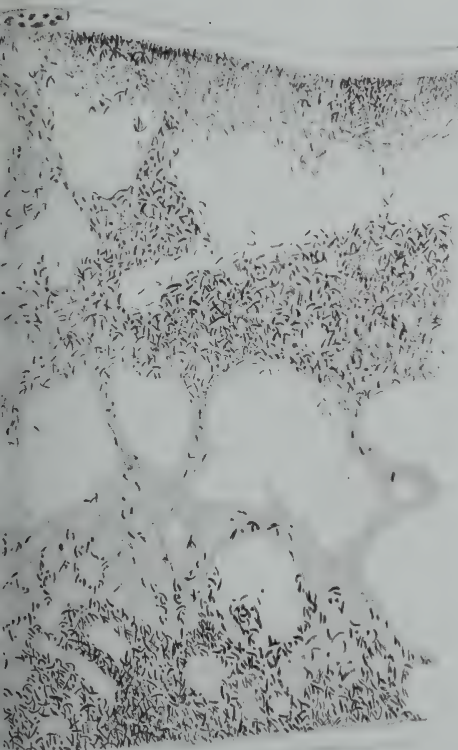
Verlag von Gustav



20



21



24



25

n Jena.

Druck von Sinsel & Co. G. m. b. H., Leipzig-Oetzsch.

Tafel 16.

Fig. 17. Ein Teil einer Krypte mit normalen Bakterien von *Pentatoma rufipes*. Oc. 1, Ölimmers.

Fig. 18. Stark vergrößerte Bakterien von *Pentatoma rufipes* (Infektionsstadien). Oc. 8, Ölimmers.

Fig. 19. Querschnitt durch den Mitteldarm und Anhänge von *Syromastes marginatus*. Oc. 1, Obj. 5.

Fig. 20. Querschnitt durch zwei Ausstülpungen von *Aphanus alboacuminatus*. Oc. 8, Ölimmers.

Fig. 21. Querschnitt durch die Ausstülpung von *Gastrodes abietis*. Oc. 8, Ölimmers.

Fig. 22. Querschnitt durch einen Teil des Magens von *Pyrrhocoris apterus*. Oc. 1, Ölimmers.

Fig. 23. Querschnitt durch das Enddarmepithel von *Notonecta glauca*. Oc. 3, Ölimmers.

Fig. 24. Querschnitt durch einen Teil einer der letzten Krypten vom legereifen *Palomena*-Weibchen. Oc. 3, Ölimmers.

Fig. 25. Querschnitt durch zwei halbe Krypten von *Pentatoma rufipes* (Infektionsstadien der Bakterien). Oc. 1, Ölimmers.

Fig. 8—25 sind in Objekttischhöhe mit Abbé's Zeichenapparat gezeichnet. Fig. 9—14, 17, 18, 20—25 mit Zeiss' Apochr. Imm. 2 mm.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Über Lebensweise, Morphologie und Physiologie von *Amoeba sphaeronucleolus* Greeff und *Amoeba terricola* Greeff.

Von

Otto Mattes.

(Hierzu Tafel 17 u. 18 und 10 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

A. Einleitung.

Die hier behandelten, gewöhnlich als Erdamöben bezeichneten Arten *Amoeba sphaeronucleolus* und *Amoeba terricola* sind 1866 von GREEFF [7] beschrieben und benannt worden. In späteren Veröffentlichungen beschrieb GREEFF [8—11] noch weitere vier Erdamöben, darunter auch mehrkernige Formen. Weitere ausführliche Arbeiten über Erdamöben sind von PENARD [22, 23] und GROSSE-ALLERMANN [12] erschienen.

Wie schon GROSSE-ALLERMANN näher ausführt, sind in der Literatur auch verschiedentlich Erdamöben unter dem Namen *Amoeba verrucosa* EHRENB. aufgeführt worden, z. B. von LEIDY (Fresh-Water Rhizopods of North America 1879). Von GLÄSER [4] ist 1912 die Teilung einer im Wasser lebenden Amöbe, die er als *Amoeba verrucosa* EHRBG. bezeichnet, beschrieben worden. Dieselbe Form hat wohl auch in RHUMBLER's [27] *Amoeba verrucosa* vorgelegen. Die hier untersuchte *Amoeba sphaeronucleolus* GREEFF (Fig. 1) besitzt eine große Ähnlichkeit mit der *Amoeba verrucosa* von GLÄSER und RHUMBLER sowohl in der äußeren Gestalt als auch in der Art der Bewegung und Nahrungsaufnahme. *A. sphaeronucleolus* ist jedoch eine typische Moosamöbe, die im Gegensatz zu *A. verrucosa* bei längerem Aufenthalt im Wasser zugrunde geht und auch sonst z. B. im Kernbau kleine Unterschiede aufweist. Ich glaube daher, daß die von GREEFF und PENARD beschriebene und hier untersuchte *A. sphaeronucleolus* zwar nahe verwandt mit der *A. verrucosa* von RHUMBLER und GLÄSER, aber nicht identisch ist.

Die sechs von GREEFF und PENARD aufgestellten Arten von Erdamöben, *A. terricola*, *A. sphaeronucleolus*, *A. papyracea*, *A. similis*, *A. alba* und *A. fibrillosa* hält GROSSE-ALLERMANN für verschiedene Erscheinungsformen einer Art. Ob es sich bei den vier letzten Arten nur um Übergangsstadien handelt, konnte ich nicht feststellen, da sich derartige Formen nur ganz vereinzelt in meinem Untersuchungsmaterial vorfanden. Aber *A. terricola* und *A. sphaeronucleolus* glaube ich nach meinen Untersuchungen für zwei verschiedene Arten halten zu müssen, die trotz der wohl durch die gleiche Lebensweise bedingten Ähnlichkeiten bestimmte Charaktere aufweisen. Der im folgenden näher ausgeführten Beschreibung der beiden Formen seien kurz die wesentlichen Unterscheidungsmerkmale vorausgeschickt.

A. sphaeronucleolus (Fig. 1) besitzt eine Durchschnittsgröße von 75 μ. Ihr Ectoplasma besitzt nicht eine solche Zähigkeit wie

das von *A. terricola*. Die Granulationen des farblosen Entoplasmas sind sehr fein, so daß die Amöbe äußerst durchsichtig ist. Der gewöhnlich kugelige Kern besitzt eine sehr dünne Membran und einen großen, zentralen Binnenkörper. Die einzelnen Nahrungskörper bleiben meist getrennt und im Entoplasma verteilt. Bei der Verdauung tritt keine Färbung der Nahrungskörper ein wie bei *Amoeba terricola*. Die sich bildenden Assimilationsprodukte gehen sofort bei ihrer Entstehung ins Plasma über. Im Wasser vermag *A. sphaeronucleolus* länger zu leben als *A. terricola*. Ihr Vorkommen ist seltener als das von *A. terricola*.

A. terricola (Fig. 4) wird bedeutend größer als *A. sphaeronucleolus*. Ihre Durchschnittsgröße beträgt 110 μ. Jedoch ist eine Größe von 200 μ und darüber nicht selten. Das Ectoplasma besitzt eine sehr zähe Konsistenz. Die Granulationen des Entoplasmas sind ziemlich groß und lassen daher dieses undurchsichtiger als bei *A. sphaeronucleolus* erscheinen, so daß die Einschlüsse wie z. B. der Kern erst bei einem gewissen Deckglasdruck sichtbar werden. Der Kern ist oval und besitzt eine sehr derbe Kernmembran, an die sich im Innern eine Schicht von Chromatinballen anschließt. Das Innere ist von Kernflüssigkeit erfüllt. Die Nahrungskörper befinden sich in meist größeren Ballen zusammen und nehmen während der Verdauung eine auffallend gelbe bis dunkelbraune Färbung an. Die Assimilationsprodukte verteilen sich nicht gleich bei ihrer Entstehung im Plasma, sondern finden sich zunächst innerhalb der Nahrungsvakuolen in großen Tropfen. Im Wasser geht *A. terricola* früher zugrunde als *A. sphaeronucleolus*. Parasiten gegenüber zeigte sich *A. terricola* bedeutend widerstandsfähiger als *A. sphaeronucleolus*.

Besonders bei der Verfolgung der Kernveränderungen der beiden Amöben konnten unter anderen Beobachtungen allgemeinerer Bedeutung auch eine im Kern und später drei im Plasma parasitierende Chytridineen ziemlich eingehend untersucht werden (siehe II. Teil), die zum Teil irrtümliche Angaben über die Fortpflanzung von *A. terricola* veranlaßt haben.

B. Untersuchungsweise.

Materialgewinnung.

Die Moosamöben sind in ihrer Lebensweise an die Verhältnisse im Moosrasen weitgehend angepaßt, daß sie außerhalb desselben durch die anormalen Verhältnisse so beeinflußt werden, daß Fort-

pflanzungsvorgänge unterbleiben, auch die vegetativen Verrichtungen bald nachlassen und die Tiere verhältnismäßig schnell absterben.

Da die Beobachtung der Amöben an ihrem natürlichen Aufenthaltsort im Moosrasen für genauere Untersuchungen nicht in Frage kommt, so ist es wichtig, durch eine geeignete Methode die Amöben möglichst zahlreich an eine zur Untersuchung geeignete Stelle zu bringen, die auch ermöglicht, die Amöben möglichst lange zur Beobachtung am Leben zu erhalten. GREEFF und PENARD haben zu diesem Zwecke Moosaufgüsse hergestellt und die Amöben dem Bodensatz der Aufgüsse entnommen. GROSSE-ALLERMANN benutzte eine besondere Spülvorrichtung, mit deren Hilfe er bei einer Ernte im günstigsten Falle bis zu 200 Amöben gewann.

Solche Auswaschungen wurden bei den vorliegenden Untersuchungen auch zunächst angewandt, aber bald durch eine andere Methode, die erlaubte, kleinere Mengen beliebig oft ohne Zeitverlust dem Moos zu entnehmen, ersetzt. Eine Pipette mit nicht zu enger Öffnung (etwa 1,5—2 mm) wird voll Wasser gesogen, die Spitze der Pipette in den Moosrasen eingesenkt. Durch Zusammenpressen des Gummihutes und sofortiges Wiedernachlassen wird das Wasser in den Moosrasen gespritzt und sofort wieder aufgesaugt. Am besten wiederholt man dieses verschiedene Male an derselben Stelle. Bei dem Ansaugen werden neben vielen anderen Organismen und Detritus auch die Amöben mitgerissen. Der Inhalt der Pipette wird jedesmal in ein Uhrschälchen übertragen. Die mittelgroßen und großen Amöben lassen sich schon bei 16facher Lupenvergrößerung wahrnehmen, am leichtesten unmittelbar nach der Übertragung, solange sie noch nicht in die fließende Form übergegangen sind.

Da die dem Moose entnommenen Amöben nicht leicht von kleinen Sandkörnchen zu unterscheiden sind, so ist es beim Sammeln der Amöben eine große Erleichterung, wenn man Moos benutzt, welches nicht auf sandigem Boden, möglichst überhaupt nicht auf Erde gewachsen ist. Zur Entnahme größerer Mengen von Material wurde daher meist Moos benutzt, welches auf einem mit Teerpappe belegten Dach eines alten Holzschuppens sich angesiedelt hatte.

Untersuchung des lebenden Objekts.

Die Untersuchungen wurden in erster Linie am lebenden Objekt gemacht, was bei der Durchsichtigkeit der untersuchten Arten gut möglich ist. Auf dem Objektträger können die Amöben, ohne Schaden zu leiden, mit einem Deckglas ziemlich stark gepreßt werden.

Die kleineren Formen sind meist so elastisch, daß ein Zerdrücken auch bei Anwendung von Gewalt kaum gelingt. Bei wichtigen Objekten wurde nach der Beobachtung vorsichtig das Deckglas entfernt, die einzelnen Tiere auf je einen Objektträger in einen flachen Wassertropfen zusammen mit einigen Algen (meist *Ulothrix*-Fäden) gebracht und in einer feuchten Kammer aufbewahrt. Täglich wurden diese Objekte ein oder mehrere Male untersucht und gezeichnet. Auf diese Weise konnten morphologische Veränderungen, wie Kernveränderungen und vor allem der Entwicklungsverlauf der Kern- und Plasmaparasiten (siehe II. Teil), innerhalb eines Tieres verfolgt werden.

Vitalfärbung.

Die Beobachtung der Bewegungserscheinungen, besonders auch der durch die zähe Außenschicht bedingten Invaginationsvorgänge bei Nahrungsaufnahme, Defäkation usw., läßt sich erleichtern durch Vitalfärbung mit stark verdünnter wässeriger Methylenblaulösung, wie sie zuerst von Greeff angewandt wurde.

Als Hilfsmittel beim Studium der Verdauungsvorgänge wurde neben Bismarckbraun und Auramin besonders Neutralrot verwandt, welches bei Stoffwechselvorgängen auftretende Übergangsprodukte im lebenden Tiere färbt. Kern und Plasma nimmt dabei keine Farbe an, nur wenn die Tiere abzusterben beginnen.

Totalpräparate.

Zur Bestätigung der Beobachtungen am lebenden Objekt wurden zahlreiche Total- und Schnittpräparate hergestellt.

Zur Konservierung zeigte sich Sublimatalkohol (1 Teil konz. wässer. Sublimatlösung + 2 Teile Alkohol abs., 50—60° C) mit oder ohne Zusatz von Eisessig geeignet, was auch Gläser und Grosse-Allermann für Pelliculaamöben fanden. Mit osmiumsäurehaltigen Konservierungsmitteln wurden keine so günstigen Färbungsresultate erzielt, auch treten leicht Deformierungen der charakteristischen äußeren Gestalt und Plasmaschrumpfungen ein.

Zur Färbung der Totalpräparate wurde meist Boraxkarmin verwandt, da bei dieser Färbung (im Gegensatz zu Pikrokarmin-, Alaunkarmin- und Delafield'scher Hämatoxylinfärbung) das Plasma sehr wenig Farbe annimmt und der Kern dadurch besonders deutlich hervortritt. (Färbungszeit 24 Stunden.) Mit Hämatoxylin nach Heidenhain erreicht man auch sehr gute Kernbilder, wenn man das Plasma bei der Differenzierung wieder vollkommen entfärbt (Beize

1 Stunde, Farbe 24 Stunden). Bei Delafield'scher Hämatoxylinfärbung ließen sich vielfach junge Kernparasitenstadien besonders gut von dem Binnenkörper des Amöbenkernes unterscheiden. Zur Nachfärbung des Plasmas wurde bei Boraxkarminfärbung Methylenblau oder Lichtgrün angewandt. Besonders deutlich lassen sich durch diese Doppelfärbungen auch die sonst schwer sichtbaren jungen Stadien der Kernparasiten unterscheiden. Während der Binnenkörper des Kernes rein rot gefärbt bleibt, nimmt der Pilz eine Mischfarbe durch Speicherung der Anilinfarbe an.

Schnittpräparate.

Bei der Herstellung von Schnittpräparaten wurden auf die oben beschriebene Weise etwa 1000—1200 Amöben in eine Uhrschale gebracht, mit heißem Sublimatalkohol übergossen. Durch vorsichtiges Bewegen der Schale erreicht man, daß die Amöben in der Mitte der Schale zu Boden sinken, wodurch das seitliche Absaugen und Zusetzen der einzelnen Flüssigkeiten ohne Materialverlust ermöglicht wird. Zur Einbettung wurde eine zweite Uhrschale etwa bis zur Hälfte mit flüssigem Paraffin angefüllt. Nach dessen Erkalten wurde eine kleine etwa 5 mm tiefe trichterförmige Vertiefung eingeschnitten und in diese die in Xylol sich befindenden Amöben mit einer Pipette übertragen. Nach dem Niedersinken der Amöben wurde das überschüssige Xylol abgesaugt und dann das Paraffin zum Schmelzen gebracht. Auf diese Weise blieben die Amöben auf der engbegrenzten Stelle zusammen und ließen sich auch ungefärbt im erkalteten Paraffin wiederfinden. Zur Schnittfärbung wurden hauptsächlich Heidenhain'sches Hämatoxylin und Eosin verwandt.

Derartige Schnittpräparate zeigten besonders gut das Verhalten der chromatischen Körnchen im Plasma der Kernparasiten (s. II. Teil).

C. Biologie.

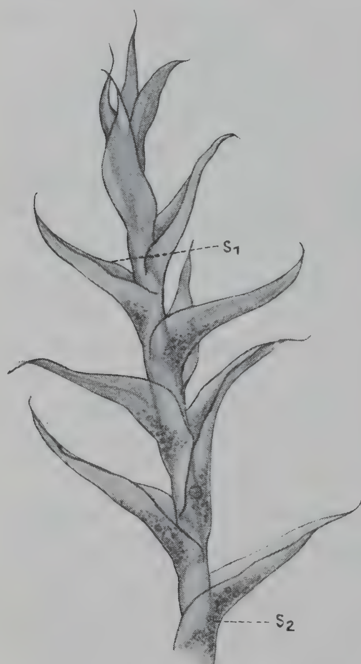
Vorkommen.

Um über die örtliche Verbreitung Genaueres festzustellen, wurden zahlreiche Moosproben von verschiedenen Gegenden [1]) besonders West-

[1]) In der Umgegend von Cassel, Marburg, Gießen, am Rhein an verschiedenen Stellen zwischen Koblenz und Mainz, an zahlreichen Stellen zwischen Nahe und Mosel, zwischen Frankfurt a. M. und Fulda, und in der Umgebung von Berlin.

deutschlands auf das Vorkommen von Moosamöben untersucht. An fast allen Stellen, die genauer untersucht werden konnten, fanden sich unter der Moosfauna *A. terricola* und *A. sphaeronucleolus* meist beide Arten nebeneinander. *A. terricola* schien im allgemeinen verbreiteter, *A. sphaeronucleolus* etwas seltener, aber an Zahl der Individuen der *A. terricola* meist überlegen zu sein. Bisweilen fand sich unter dem Material *A. papyracea* Greeff und an nassen Standorten *A. vespertilio.* Nur ganz vereinzelt wurden vielkernige Erdamöben angetroffen.

Bei diesen Feststellungen zeigte es sich, daß das Vorkommen der Moosamöben nicht an bestimmte Pflanzenarten oder Moosarten gebunden ist, höchstens insofern, als die betreffenden Arten bestimmte Standorte bevorzugen.



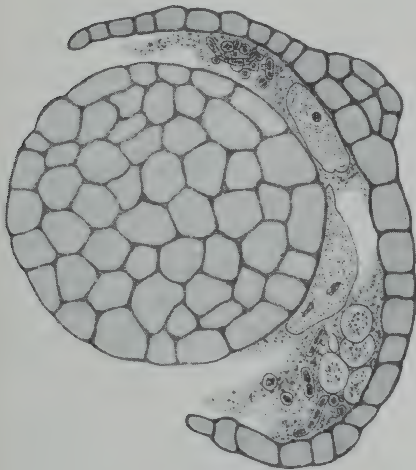
Textfig. I.

Fast immer sind sie in Moosen anzutreffen, die an schattigen, nicht zu nassen Stellen Überzüge über Steine, Mauern, Dächer und ähnlichem bilden, während man in Moosen, die auf gewöhnlichem Waldboden ihren Standort haben, vielfach vergeblich nach ihnen sucht. Eine fast nie versagende Fundstelle bilden auf älteren schattigen Friedhöfen die oft ganz unscheinbaren Moosansiedlungen auf Grabsteinen, Mauern usw.

Das an derartigen Stellen sehr häufige Laubmoos *Ceratodon purpureus* scheint besonders günstige Lebensbedingungen zu bieten, da in den von ihm gebildeten Rasen häufig eine auffallend große Anzahl von Amöben zu beobachten war. Aus diesem Grunde wurde diese Moosart dazu benutzt, um festzustellen, an welcher Stelle im Moosrasen die Amöben sich hauptsächlich aufhalten und inwiefern die Verhältnisse im Moosrasen es ermöglichen, daß Organismen wie Amöben trotz der oft und auch ganz plötzlich eintretenden Trockenperioden an den Moospflanzen selbst leben. Früher glaubte man, wie schon die Bezeichnung „Erdamöben" zeigt, daß die feuchte Erde, ja sogar trockener Sand, vor allem der Aufenthaltsort sei. Grosse-Allermann jedoch erwähnt

schon, daß sich die Amöben meist auf den Moospflanzen selbst aufhalten, konnte auch in einem Falle eine an einem Moosblatte haftende Amöbe beobachten und abbilden. Derartige Beobachtungen gelingen jedoch sehr selten, da zwischen den unregelmäßigen Zellgrenzen der verhältnismäßig undurchsichtigen Moospflanzen die zarten Konturen der Amöben nicht hervortreten, während Foraminiferen, besonders *Arcella*, infolge der bestimmten Gestalt und Färbung der Schale leicht zu erkennen sind.

Die *Arcella*-Schalen lenkten auch die Aufmerksamkeit auf die Wasserbehälter, die durch die Verwachsung von Blatt und Stengel zustande kommen (Textfig. I). Die große Bedeutung dieser Einrichtung der Moospflanze für die Amöben ergibt sich aus einigen Beobachtungen. In feuchter Luft und genügender Bodenfeuchtigkeit stehen die Blätter vom Stengel ab, und in den von Blatt und Stengel gebildeten Behältern sammelt sich Tau und Regenwasser. Bei Trockenheit krümmen sich die Blätter aufwärts und legen sich an den Stengel an, wodurch die Verdunstung der eingeschlossenen Feuchtigkeitsmengen herabgesetzt wird. Schon bei der lebenden Pflanze kann man in frischem grünen Zustand an diesen Stellen eine dunkel durch die Zellen durchschimmernde Ansammlung von Detritus



Textfig. II.



Textfig. III.

erkennen (Textfig. I). Um Genaueres über die Zusammensetzung dieser Ansammlungen zu erfahren, wurden kleine Stücke des Moosrasens eingebettet und Schnitte davon hergestellt. Diese ließen erkennen, daß der Inhalt der Feuchtigkeitsbehälter neben Schmutz, zahlreichen Algen (darunter sehr häufig *Ulothrix*) Rotatorien u. a., auch die Amöben enthält (Textfig. II u. III). Während Nematoden, zum Teil auch Rotatorien, Foraminiferen, z. B. *Euglypha*- und *Difflugia*-Arten, mehr an den unteren nicht mehr assimilierenden Teilen der Moospflanzen auf dem Boden zu finden sind, scheint *Arcella*, *A. terricola* und besonders *A. sphaeronucleolus* mehr die oberen noch grünen Teile der Moospflanzen zu bevorzugen. Vielleicht deshalb, weil diese Teile dem Licht zugänglich sind und daher zahlreiche Algen beherbergen, die einen beträchtlichen Teil der Amöbennahrung ausmachen.

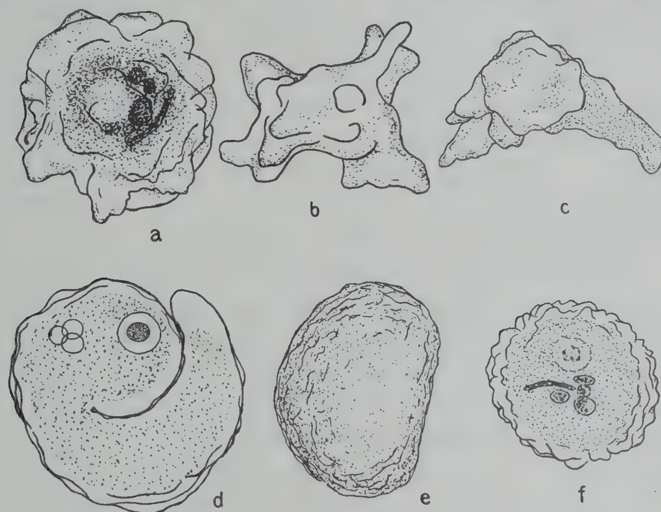
Lebensweise.

Wie alle typischen Vertreter der Dachrinnen- und Moosfauna vermögen auch die Moosamöben den schnell und oft eintretenden Wechsel der äußeren physikalischen Bedingungen zu ertragen. Infolge der Anpassungsfähigkeit des Ectoplasmas vermögen sie sowohl in Wasser als auch in feuchter Luft eine gewisse Zeit zu leben und auch vollkommene Trockenheit ohne Encystierung zu überdauern.

Die äußere Erscheinungsform ist den wechselnden äußeren physikalischen Bedingungen entsprechend eine sehr verschiedene. Die dem feuchten Moos entnommenen Amöben zeigen meist eine mehr oder weniger kugelige Gestalt mit vielen zähflüssigen Pseudopodien (Textfig. IV a). Da hierbei nur eine „rollende“ Bewegung (siehe S. 403) möglich ist, ohne Anhaften an eine Unterlage, so befanden sich diese Amöben vor der Entnahme wohl an den oben beschriebenen Stellen, in den Blattachseln. Neben diesen Formen finden sich auch solche, die deutlich erkennen lassen, daß sie mit einer Seite angeheftet waren. Die Teile des Ectoplasmas, die an die Luft grenzten, erwecken dann infolge der Erhärtung oft den Eindruck einer Schale.

In vollkommen ausgetrocknetem Moose findet man die „Trockenformen“ der Amöben nicht leicht. Weicht man das verdorrte Moos langsam in Wasser auf, so besitzen die Amöben, die man darin findet, schon bewegliche Pseudopodien. Um die Amöben möglichst schnell entnehmen zu können, wurde trockenes Moos ganz kurz in Wasserdampf gehalten, und dann wurden mit der Pipette, wie oben

beschrieben, die Amöben angesaugt und auf einen Objektträger gebracht. Geschieht dies genügend schnell, so besitzen die meisten Amöben noch das für den Trockenzustand charakteristische Aussehen. Da sie einem unscheinbaren, bräunlichen Sandkörnchen sehr ähnlich sehen, sind sie zunächst sehr schwer zu erkennen (Textfig. IV e). Preßt man sie etwas durch Deckglasdruck, so zeigt sich, daß sie elastisch sind und keine Cystenmembran vorhanden ist, sondern daß das Ectoplasma nur an der Außenschicht erhärtet ist. In verhältnismäßig kurzer Zeit verflüssigt sich diese wieder unter dem Einfluß



Textfig. IV.

des Wassers, die zuerst ziemlich undurchsichtige runzelige Oberfläche wird wellig und durchsichtig, so daß man die beginnende Körnchenströmung des Entoplasmas, das von einem deutlichen Ectoplasmasaum umhüllt ist, wahrnehmen kann (Fig. 3). Nach etwa 10 Minuten zeigt das Tier bereits ganz normales Aussehen. Die kontraktile Vakuole ist während des eingetrockneten Zustandes nicht vorhanden und tritt meist erst etwa 45 Minuten oder 1 Stunde nach der Anfeuchtung wieder auf. Cysten, wie sie von Wasseramöben bekannt sind, sind von keinem Autor bisher mit Sicherheit beobachtet worden. Möglicherweise ersetzt diese Art der Eintrocknung die sonst verbreitete Art, eine Cystenmembran auszuscheiden.

Versuche, auf dem Objektträger vollkommen eingetrocknete Amöben durch Anfeuchten wieder zum Leben zu erwecken, gelangen nicht, wenn die Amöben durch die Adhäsion der Glasfläche an der

Abkugelung (und dadurch an der für die Verdichtung der Außenschicht nötigen Oberflächenverminderung) verhindert wurden. Waren jedoch Schmutzteilchen, Algen usw. zwischen Amöbe und Glasfläche, so trat bei genügend langsamer Verdunstung Abkugelung ein, und bei späterem Anfeuchten zeigten die Tiere wieder normale Pseudopodienbildung. Hiernach erklären sich wohl auch die verschiedenen Resultate Penard's und Grosse-Allermann's bei ähnlichen Versuchen.

Befinden sich die Moosamöben längere Zeit vollkommen in Wasser, wie es nach anhaltendem Regen der Fall sein kann, oder wenn man sie in einer Schale mit Wasser aufbewahrt, so verflüssigt sich das Ectoplasma, so daß sie in ihrem Aussehen mehr an Wasseramöben erinnern. Die Bewegung ist dann eine „fließende“. In größeren Wassermengen, z. B. in Tümpeln oder Kulturgläsern, vermögen weder *A. terricola* noch *A. sphaeronucleolus* dauernd zu leben, letztere Art jedoch länger. Es hängt dies wohl u. a. mit dem Sauerstoffbedürfnis zusammen, wie auch Penard und Grosse-Allermann auf Grund der Resultate ihrer Züchtungsversuche vermuten.

Penard und Grosse-Allermann konnten Moosamöben, trotzdem sie den natürlichen Verhältnissen entsprechende Anordnungen trafen, zwar längere Zeit am Leben erhalten (Penard im günstigsten Falle *A. terricola* 92 Tage, Grosse-Allermann etwa 1 Monat), aber das allmähliche Aufhören von Nahrungsaufnahme, der sehr bald sinkende Widerstand gegen Parasiten und das vollkommene Fehlen jeglicher Beobachtungen von Fortpflanzungserscheinungen, worauf beide Autoren besonders achteten und die daher wohl kaum übersehen wurden, zeigen, daß die Moosamöben sich nicht mehr dauernd an das Wasserleben anpassen lassen. Andere Züchtungsversuche, wie sie bei anderen Amöben mit künstlichen Nährböden durchgeführt wurden, führten bisher zu keinem Erfolg.

Die Absterbeerscheinungen, wie sie bei längere Zeit im Wasser lebenden Amöben schließlich eintreten, sind schon früher beschrieben worden und zum Teil sind solche Formen mit Cysten verwechselt worden. Das Ectoplasma quillt infolge Wasseraufnahme sehr stark, nimmt vollkommene Kugelform an und läßt im Innern das Entoplasma mit seinen Einschlüssen erkennen. Schließlich platzt die hautähnliche Pellicula und der flüssige Inhalt entleert sich.

Schon Grosse-Allermann beobachtete, daß die günstigsten Temperaturen für die Lebensentfaltung von *A. terricola* zwischen 10° und 18° C liegen, daß die Amöben bei höheren Temperaturen bald absterben, während sie tiefere Temperaturen sehr gut ertragen können.

Während einiger Kälteperioden im Winter 1921/22 wurden einige Beobachtungen an im Freien lebenden Tieren, besonders *A. sphaeronucleolus*, gemacht. Gefrorene Stücke des Moosrasens, die eine Temperatur von — 10° C aufwiesen bei einer Lufttemperatur von — 14° C, wurden bei Zimmertemperatur aufgetaut. Die dann sofort entnommenen Amöben befanden sich sämtlich in Kältestarre. Sie waren abgekugelt und mit sehr zahlreichen, kleinen, warzigen Pseudopodien bedeckt (Textfig. IV f). Eine kontraktile Vakuole war zunächst nicht vorhanden. Nach etwa 30 Minuten begannen erst die Plasmaströmungen im Innern, und nach weiteren 30 Minuten zeigten die Tiere normale Pseudopodienbildung. Die kontraktile Vakuole trat erst nach $1^1/_2$—2 Stunden auf.

Im allgemeinen ließen die Tiere äußerlich keine Schädigungen infolge der Kälte erkennen. Nur zeigten sich am Binnenkörper fast aller Kerne von *A. sphaeronucleolus* eine auffallende Körnerbildung, die sonst auch ganz vereinzelt beobachtet wurde, aber wohl mit der Kälte in Zusammenhang stand. Daß die tiefe Temperatur schädlichen Einfluß auf den Organismus, besonders auch auf den Kern, ausübte, zeigte sich auch deutlich darin, daß nach solchen Kälteperioden die Zahl der von Kernparasiten befallenen Amöben (*A. sphaeronucleolus*) auffallend hoch war (vgl. II. Teil).

Amöben, die in einem Wassertropfen auf einem Objektträger der Kälte ausgesetzt wurden, zeigten nach dem Auftauen keine Lebenserscheinungen mehr.

Im allgemeinen zeigen *A. sphaeronucleolus* und *A. terricola* in ihrer Lebensweise sehr ähnliches Verhalten. Nach der zähernen Beschaffenheit des Ectoplasmas bei *A. terricola* scheint es, daß diese Art noch mehr an das Landleben angepaßt ist als *A. sphaeronucleolus*, die auch in Aufgüssen meist länger am Leben zu erhalten ist.

D. Morphologie.

Äußere Gestalt.

Da die Gestalt der Moosamöben noch mehr als bei den Wasseramöben je nach Art der äußeren Bedingungen wechselt, so ist diese zur Bestimmung einer Art kaum geeignet. Im allgemeinen läßt sich jedoch in der Größe, der zäheren Konsistenz des Ectoplasmas, der Größe der Granulationen im Entoplasma und auch in der Größe

und Farbe der Verdauungsvakuolen ein Unterschied erkennen. Aber vielfach weisen *A. sphaeronucleolus* und *A. terricola* auch in diesen Punkten so große Übereinstimmung auf, daß dann nur noch der Kernbau das einzige Unterscheidungsmerkmal darstellt.

Die Angaben früherer Autoren über die Größe von *A. terricola* und *A. sphaeronucleolus* weichen zum Teil sehr voneinander ab. Greeff gibt für *A. terricola* 350—400 μ, Penard 77—121 μ, Grosse-Allermann 90—200 μ an, und für *A. sphaeronucleolus* 60—70 μ für die Durchschnittsgröße an. Wenn auch die Größe je nach dem Fundort eine wechselnde ist, so scheinen doch die Greeff'schen Angaben zu hoch zu sein. Die größte von mir beobachtete *A. terricola* besaß bei leichtem Deckglasdruck eine Größe von 160 × 300 μ, und der Kern eine Größe von 45—50 μ. Im Durchschnitt zeigte *A. terricola* einen Durchmesser von 110 μ. *A. sphaeronucleolus* besaß durchschnittlich einen Durchmesser von 60—90 μ (selten bis 160 μ).

Plasma.

Der Bau des Plasmas ist von den früheren Autoren schon eingehend beschrieben worden, so daß hier nur kurz darauf eingegangen werden soll.

Auffallende Unterschiede im Aussehen des Plasmas von *A. terricola* und *A. sphaeronucleolus* sind nicht vorhanden. Im allgemeinen sind jedoch die Granula des Entoplasmas bei letzterer feiner, und daher erscheint das ganze Plasma bei ihr durchsichtiger.

Das Ectoplasma stellt im Leben eine farb- und strukturlose, stark lichtbrechende Flüssigkeit dar, die das Entoplasma in einem besonders bei der Bewegung sehr wechselnden Volumen umgibt. Im Präparat erscheint es schwach getrübt, ohne deutliche Struktur aufzuweisen. Nach außen nimmt es an Dichte zu und besitzt an der Oberfläche eine zähelastische Grenzschicht. Diese „Pellicula“, wie sie von Penard bezeichnet wird, läßt sich auch im Leben mit Methylenblau nachweisen.

Das Entoplasma besteht aus einer ebenfalls strukturlosen Grundmasse, die sich nicht vom Ectoplasma unterscheidet. In ihr eingeschlossen sind zahlreiche Granula. Greeff unterschied zwei Arten von Granula, Elementargranula und Glanzgranula. Letztere sind von Grosse-Allermann und mir leicht nach der Beschreibung Greeff's wiedererkannt worden. Es sind sehr verschieden große, bei *A. sphaeronucleolus* meist sehr kleine Tröpfchen, die bei mittlerer Einstellung der Mikrometerschraube blaßgrünlich aussehen, bei hoher Einstellung als kleine glänzende Pünktchen erscheinen. Besonders

treten sie bei den Bewegungserscheinungen deutlich hervor. Da es Stoffwechselprodukte sind, so soll auf ihre Entstehung im Kapitel über Verdauung eingegangen werden.

Die Elementargranula beschreibt Greeff als größere, schwer sichtbare, vakuolenartige Gebilde mit stärker lichtbrechenden Centren. Grosse-Allermann und ich konnten keine derartigen Elemente mit Sicherheit feststellen. Nur in einigen Fällen konnte ich bei *A. sphaeronucleolus* Vorgänge beobachten, in deren Verlauf Gebilde, die jedoch vielleicht nur äußerliche Ähnlichkeit aufwiesen, auftraten. Ähnliche Vorgänge beschreibt auch Neresheimer [20] bei *Amoeba Dofleini.*

Die Vorgänge wurden in sechs Fällen bei *A. sphaeronucleolus* beobachtet. Die betreffenden Tiere fielen durch eine lebhafte Plasmaströmung im Innern ohne merkliche Pseudopodienbildung auf. Die Entleerung der kontraktilen Vakuole fand häufiger als sonst statt. Drei von den Tieren zeigten im Innern keinerlei Nahrungskörper, die drei anderen waren, als sie zur Beobachtung kamen, noch mit der Ausstoßung von Verdauungsresten beschäftigt, so daß sich bei ihnen während der Umwandlung auch keine Nahrungskörper im Plasma befanden, während alle normalen Amöben aus demselben Moosrasen davon erfüllt waren. Im Plasma fielen schon bei schwacher Vergrößerung sehr stark lichtbrechende Pünktchen auf, die sich bei stärkerer Vergrößerung als stärker lichtbrechende Teile kleiner blasser Vacuolen darstellten (Fig. 7—9). Wie die genauere Beobachtung ergab, stammten diese Gebilde aus dem Kern, dessen Membran nur schwach oder gar nicht erkennbar war. Der Binnenkörper war unregelmäßig gestaltet. In seinem Innern und im Außenkern fanden sich dieselben Gebilde wie im Plasma. Ihre Zahl im Kern verminderte sich langsam, während die im Plasma zunahm (Fig. 7 u. 8). In diesem Stadium fiel eine weißliche Trübung des Plasmas auf, und bei Abblendung zeigte sich, daß die Tiere ganz ähnlich wie *Opalina ranarum* opalisierten. Nach 1—2 Stunden nahm die lebhafte Plasmaströmung wieder ab, die Vacuolen verschwanden langsam und das Opalisieren ließ nach. Nach 3—4 Stunden hatten die Amöben wieder normales Aussehen, das Plasma erschien durchsichtiger als gewöhnlich. Die Kontur des Kernes und Binnenkörpers war wieder gut sichtbar, der Binnenkörper jedoch verhältnismäßig schwach lichtbrechend.

Bei *A. Dofleini* zeigt sich nach Neresheimer das vorher undurchsichtige und gelbliche Plasma nach der Umwandlung auch auffallend durchsichtig. In seinen Kulturen machten alle Amöben solche Umwandlungsprozesse durch.

Kern.

Vor der Beschreibung weiterer bei *A. sphaeronucleolus* beobachteter Kernveränderungen soll zunächst auf die normalen Kernformen von *A. sphaeronucleolus* und *A. terricola* eingegangen werden.

Der Kern von *A. terricola* ist schon von den früheren Autoren genau beschrieben worden. Seine Durchschnittsgröße beträgt (bei einer durchschnittlichen Größe des Tieres von 110 μ) etwa $18 \times 30\ \mu$. Er besitzt längliche Form. Das Verhältnis des Längen- und Breitendurchmessers ist dabei ziemlich variabel. Bei der Bewegung wird seine Gestalt durch die Strömung des Plasmas oft vorübergehend deformiert. Nach außen ist der Kern mit einer hyalinen, zähelastischen, meist ziemlich breiten Schicht umgeben, einer im Verhältnis zu *A. sphaeronucleolus* sehr dicken Kernmembran. An deren Innenwandung legt sich eine Schicht von unregelmäßig geformten Chromatinbrocken an (Fig. 4 u. 10—15). Der von diesen umgebene Innenraum ist von einer Flüssigkeit erfüllt, die in älteren Kernen getrübt erscheint. In Präparaten treten diffus verteilte chromatische Körnchen auf (Fig. 13).

Größe, Lichtbrechungsvermögen und besonders die Art der Anordnung der chromatischen Brocken kann sehr wechseln, so daß sehr verschiedene Kernbilder zustande kommen (Fig. 10—18). Häufig finden sich die Chromatinteile nur polar angeordnet, so daß Kernteilungsstadien vorgetäuscht werden (Fig. 19 u. 20). Infolge der Verschiedenheiten im Kernbau ist es daher schwer, mit Sicherheit einzelne Varietäten und Arten zu unterscheiden, wie Greeff und Penard es getan haben. Die Kerne von *A. terricola* und *A. sphaeronucleolus* weisen jedoch meist so erhebliche Unterschiede auf, daß gewöhnlich eine Unterscheidung nicht schwierig ist.

Schon im lebenden Tier läßt sich der Kern von *A. sphaeronucleolus* infolge des durchsichtigen Plasmas leicht erkennen. In den meisten Fällen besitzt er kugelige Gestalt (Fig. 21). Sein Durchmesser schwankt zwischen $^1/_4$—$^1/_5$ des Amöbendurchmessers, also im Mittel 10 und 20 μ. Die Kernmembran ist bedeutend feiner als bei *A. terricola*. Im Centrum befindet sich gewöhnlich ein großer, stark lichtbrechender, kugeliger Binnenkörper. Der noch bleibende Raum, der Außenkern, ist im Leben von einer leicht getrübten Flüssigkeit erfüllt. Im Präparat erscheinen statt der leichten Trübung zahlreiche feine chromatische Körnchen (Fig. 22). Der Binnenkörper weist im Durchschnitt einen Durchmesser von 10 μ auf. Infolge der weichen Konsistenz wird der Kern bei den Plasmaströmungen

vorübergehend deformiert. Außer solchen vorübergehenden Deformationen finden sich nicht selten Kerne, die ständig ovoide Gestalt besitzen. Der Binnenkörper bleibt dabei kugelig und ist mitunter exzentrisch gelagert (Fig. 22 u. 24). Die Streckung ist manchmal so stark bei polarer Anordnung des Chromatins des Außenkernes, daß der Kern eine seitliche Eindellung erfährt (Fig. 23).

Nicht selten finden sich außer einem großen Binnenkörper noch kleinere von ihm getrennte Teile, auch zwei oder mehrere gleich große oder eine größere Anzahl kleiner Teile (Fig. 24—29). Solche Kerne, deren Entstehung wohl auf Störungen während der Kernteilung zurückzuführen sind (siehe S. 409), lassen sich oft leicht, besonders im Leben, mit solchen verwechseln, die von Kernparasiten befallen sind (vgl. II. Teil, Fig. 18, 41, 56).

Bei der bereits erwähnten Körnerbildung, die besonders stark nach Kälteperioden auftrat, scheint es sich um den Ausdruck einer durch Kälte oder sonstige Einflüsse hervorgerufenen Schädigung zu handeln. Mitunter zeigte der Binnenkörper eine Vergrößerung und stärkere Färbbarkeit (Fig. 30). Die Körnchen bildeten sich an der Außenseite des Binnenkörpers und hafteten an diesem fest. Sehr oft rotierte der Binnenkörper langsam mit den anhaftenden Körnchen im Innern des Kernes. Möglicherweise findet diese Rotation auch sonst statt und wurde hier nur durch die sich mitbewegenden Körner sichtbar. Gestalt und Größe der Körnchen war ziemlich verschieden. Oft erweckten sie den Eindruck kleiner Tröpfchen, manchmal besaßen sie kristallähnliche Gestalt (Fig. 30—32). Nach einigen Tagen verschwanden die Körner wieder. Ein Austreten ins Plasma konnte nicht beobachtet werden.

Eine nicht seltene Erscheinung, die wohl mit Stoffwechselvorgängen in Zusammenhang steht, ist die vorübergehend auftretende Vakuolenbildung innerhalb des Binnenkörpers. Penard erwähnt schon, daß der Binnenkörper manchmal ringförmiges Aussehen besitzt. Ähnliche Bildungen treten wohl ziemlich allgemein in Zellkernen auf. Korschelt [16] beschreibt eine ganz ähnliche Vakuolenbildung bei den Kernen von Spinneneiern.

Zunächst treten im Binnenkörper meist mehrere sehr kleine helle Vakuolen auf, die bald zu einer größeren sich vereinigen (Fig. 33 u. 34). Diese vergrößert sich langsam, bis nach etwa 2 Tagen der Binnenkörper einem dünnen Ringe gleicht, dem optischen Ausdruck eines dünnen Kugelmantels (Fig. 35). Im Innern der Vakuole finden sich oft kleine Teile des Binnenkörpers, die ebenfalls eine Vakuole in ihrem Innern aufweisen (Fig. 35). Nach etwa 1 Tage

nimmt die Vakuole wieder an Größe ab, bis der Binnenkörper schließlich wieder normal erscheint (Fig. 36). Im Präparat weist die Substanz innerhalb der Vakuole keine Struktur auf (Fig. 37).

Andere Vorgänge, die besonders nach lange andauernder Feuchtigkeit beobachtet wurden, führten zum Teil zur vollkommenen Auflösung des Kernes. Der Kern war bei solchen Tieren meist auffallend groß, während der Binnenkörper kleiner und weniger lichtbrechend als gewöhnlich war (Fig. 39). Im Präparat zeigte der Außenkern einen wabigen Bau (Fig. 38). Zum Teil hatte der Binnenkörper pseudopodienähnliche Fortsätze, deren Form beständig wechselte (Fig. 40). In späteren Stadien wurde die Kontur des Binnenkörpers undeutlich, und der Binnenkörper löste sich, offenbar durch Substanzabgabe an Außenkern und Plasma, schließlich ganz auf. Im Plasma traten ziemlich stark lichtbrechende, homogene Tröpfchen auf (Fig. 41). Während einiger Zeit hatte der Kern das Aussehen einer großen Vakuole, ohne eine Struktur im Innern aufzuweisen. Allmählich schwand auch die Kernmembran, und schließlich ließ sich nichts mehr vom Kerne nachweisen. Die Amöben machten dabei im übrigen einen normalen Eindruck. Eine Anzahl solcher Tiere wurde über eine Woche lang beobachtet, ohne daß eine weitere Veränderung eintrat. Trotzdem ist wohl anzunehmen, daß die Tiere unter natürlichen Bedingungen eine weitere Umwandlung durchgemacht hätten. In den Präparaten, die von den kernlosen Tieren hergestellt wurden, zeigte das Plasma eine stärkere Färbbarkeit, aber keine Andeutung von einem Kern.

In diesem Zustande glichen die Amöben ganz den kernlosen „lobosen Zoomoneren“ Haeckel's, die wohl auch ähnliche Stadien sonst kernhaltiger Amöben darstellen.

Möglicherweise handelt es sich hier bei der Auflösung des Kernes um ähnliche Vorgänge, wie sie bei einer Reihe von Rhizopoden im Zusammenhang mit der Bildung von Sekundärkernen, bzw. von Gametenkernen beschrieben worden sind.

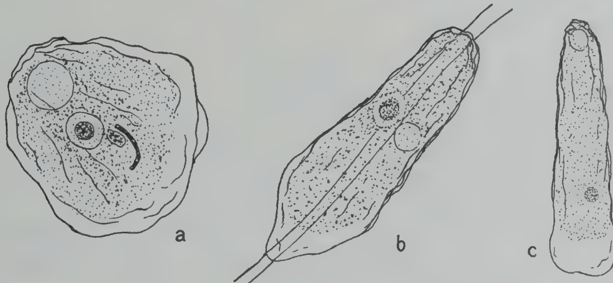
E. Physiologie.

Bewegung.

A. terricola und *A. sphaeronucleolus* zeigen die Bewegungserscheinungen der „rückstromlosen“ Amöben, die Rhumbler [27, 28] bei *A. verrucosa* genau beschrieben hat. Da jedoch besonders bei *A. terri-*

cola die hautartige äußere Ectoplasmaschicht bedeutend derber ist als bei *A. verrucosa,* so sind die Bewegungserscheinungen bei *A. terricola* zum Teil noch charakteristischer als bei der letzteren.

Daß die von Rhumbler als „rollende" bezeichnete Bewegung bei den Moosamöben an ihrem gewöhnlichen Aufenthaltsort sehr häufig in Erscheinung tritt, zeigt sich darin, daß die bei normalen Verhältnissen dem Moosrasen entnommenen Amöben zum großen Teil die für diese Bewegungsart charakteristische Form aufweisen (Textfig. IV a—c). Besonders findet sich wohl diese Art der Bewegung bei den in den Blattachseln auf Schmutzteilen, Algen usw. liegenden Amöben, während die „fließende" Form bei den an Stengel und Blättern kriechenden und in Wasser befindlichen Amöben zu beobachten ist (Textfig. V).



Textfig. V.

Der Unterschied zwischen „rollender" und „fließender" Bewegung ist der, daß bei ersterer die Pseudopodienbildung ohne Anhaften an eine Unterlage stattfindet, während bei der „fließenden" Form der Bewegung eine innige Berührung mit der Unterlage stattfindet. Daß die Bewegungsformen von den äußeren physikalischen Bedingungen veranlaßt werden, zeigt z. B. das Verhalten bei niederen Temperaturen. Wenn vorher die Amöben „fließende Form" der Bewegung zeigten, so gingen sie bei Sinken der Temperatur regelmäßig in die andere Form über.

Bei längerem Aufbewahren im Uhrschälchen nehmen die Amöben, die anfangs zähflüssiges Ectoplasma besaßen, unter dem Einfluß des Wassers eine leichtflüssige Konsistenz an.

Die Art der Pseudopodienbildung konnte am besten bei *A. terricola,* die frisch dem Moose entnommen noch zähflüssiges Ectoplasma besaß, beobachtet werden. Die dabei auftretenden Erscheinungen stimmen sehr gut mit den Erklärungsversuchen Rhumbler's überein, der annimmt, daß die Pseudopodienbildung auf einer Umbildung von

Ento- in Ectoplasma beruht, hervorgerufen durch Änderungen der Oberflächenspannung in den äußeren Schichten des Ectoplasmas. Daß andererseits wieder eine Umbildung von Ecto- in Entoplasma möglich ist, zeigen am besten die Invaginationserscheinungen bei der Nahrungsaufnahme, wobei Teile des Ectoplasmas ins Innere gelangen und langsam „eingeschmolzen" werden.

Unter den mannigfaltigen Formen, die sich unter den Amöben finden, kann man nicht selten auch eine von Rhumbler bei *A. verrucosa* beobachtete Schneckenform (Textfig. IV d) antreffen, die dadurch entsteht, daß sich ein Pseudopodium über die Oberfläche der Amöbe schiebt. Nach einiger Zeit läßt die Bewegung des Pseudopodiums nach. Das ins Innere verlagerte Ectoplasma sieht zunächst aus, wie ein weiter unten beschriebener Invaginationskanal bei der Nahrungsaufnahme, und schließlich läßt es sich vom Entoplasma nicht mehr unterscheiden.

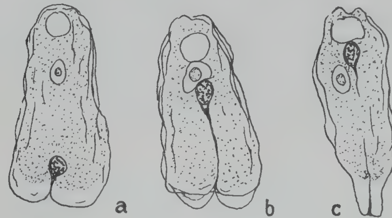
Ernährung.

Zu der Nahrung der Moosamöben gehört ziemlich alles, was sich im Moosrasen an lebenden Organismen und toten, faulenden Bestandteilen findet und eine gewisse Größe nicht überschreitet. Man findet besonders nach einem auf Trockenheit folgenden Regen die Amöben oft mit Nahrungskörpern der verschiedensten Art so erfüllt, daß ein Erkennen der Amöben nicht leicht ist. Häufig sind selbst Nematoden, Rotatorien, Steinchen und auch Amöben unter den aufgenommenen Nahrungskörpern. Die aufgenommenen Amöben, die auch derselben Art mitunter angehörten (Fig. 5), zeigten zunächst noch lebhafte Pseudopodienbildung, kugelten sich dann ab und nach einem Tage machte sich deutlich die bereits eingetretene Verdauung bemerkbar (Fig. 6).

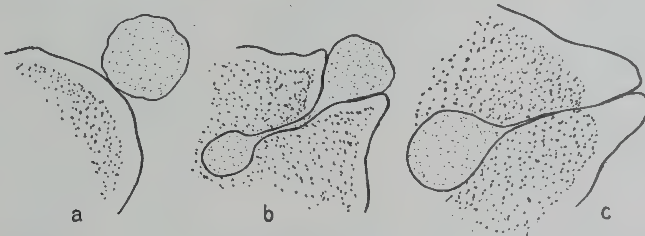
Der Vorgang der Nahrungsaufnahme ist infolge der zähen Außenschicht komplizierter als bei den Amöben ohne Pellicula. Obwohl solche Aufnahmen bei der großen Gefräßigkeit der Amöben sehr häufig stattfinden müssen, so sind sie doch sehr selten zu beobachten, wie auch Penard und Grosse-Allermann für *A. terricola* und Rhumbler für *A. verrucosa* angeben. Rhumbler glaubt, daß dies mit der starken Belichtung während der Beobachtung zusammenhinge. Da nachts die Feuchtigkeitsverhältnisse für die Moosamöben wohl meist günstiger sind, so ist schon aus diesem Grunde verständlich, daß auch zu dieser Zeit die Nahrungsaufnahme und andere mit Bewegungserscheinungen verbundenen Vorgänge sich abspielen. Bemerkenswert ist, worauf auch Rhumbler bei *A. verrucosa* hinweist, daß auch bei *A. sphaero-*

nucleolus und *A. terricola* die Ausstoßung der Verdauungsreste sehr häufig auch am Tage zu beobachten ist.

Die Aufnahme während der fließenden Bewegung geht meist ziemlich schnell vonstatten und besteht in einem Umfließen des Nahrungskörpers (Textfig. VI a—c). Es kann jedoch auch, während das Tier selbst ruht oder während der rollenden Bewegung, eine Nahrungsaufnahme stattfinden, durch „Import", wie RHUMBLER diese Art bezeichnet. Hierbei kann man besonders deutlich die Wirkung der dabei beteiligten Adhäsionskräfte beobachten, wenn man die Aufnahme eines elastischen und eines festen Nahrungskörpers vergleicht. Berührt der Nahrungskörper die Amöbe, so sucht sich die zähe, klebrige Oberfläche der Amöbe an den Nahrungskörper anzulegen. Ist dieser elastisch, so wird er durch die wallartig sich um ihn legende Amöbenoberfläche deformiert und stielartig ins Innere gedrückt. Die Bewegung ins Innere geht nur so lange vor sich, bis die Ränder des Walles sich geschlossen haben, und somit keine Adhäsionskräfte mehr wirksam sind (Textfig. VII a—c). Auf diese

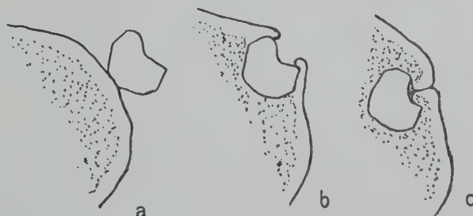


Textfig. VI.



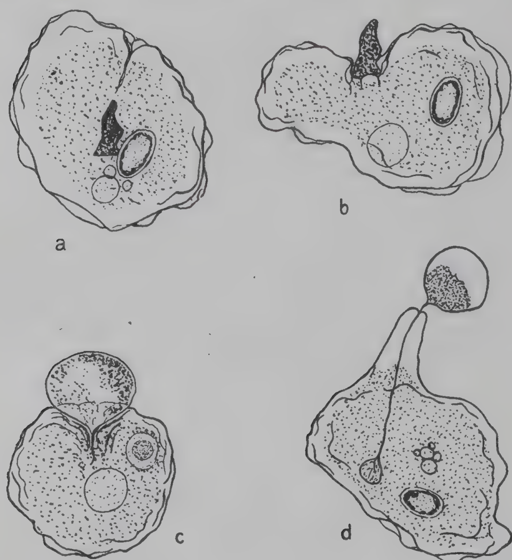
Textfig. VII.

Weise wird ein elastischer Nahrungskörper durch den auf ihn wirkenden Druck meist sehr tief ins Innere verlagert, während ein formbeständiger Körper in den äußeren Schichten des Entoplasmas zur Ruhe kommt, sobald sich das Ectoplasma über ihm zusammengeschlossen hat (Textfig. VIII a—c).



Textfig. VIII.

Die Ausstoßung von Verdauungsresten geht ähnlich, aber in umgekehrter Weise vor sich. Bei der schematischen Darstellung eines solchen Vorganges, wie sie Grosse-Allermann (p. 30) gibt, scheinen mir die drei ersten Stadien eine verhältnismäßig seltene Erscheinung zu sein. Weit öfter konnte ich beobachten, daß die auszustoßenden Teile zunächst tief im Innern blieben und daß sich ein Kanal von außen her bis zu den Nahrungsresten (Textfig. IX a, b) bildete. Dann erst trat eine Ringfurche, wie sie Grosse-Allermann gezeichnet hat, auf. Hierdurch erklärt sich auch der häufig sehr weit ins Innere reichende Kanal (Textfig. IX c, d).



Textfig. IX.

Die Verdauung der Nahrung erfolgt meist sehr schnell. Bei *A. terricola* sind die Nahrungsballen einige Zeit nach der Aufnahme oft, jedoch nicht immer, gelb bis braun gefärbt, während bei *A. sphaeronucleolus* eine deutlich sichtbare Färbung nicht beobachtet wurde. Auch bleibt bei *A. sphaeronucleolus* die Nahrung meist nicht in größeren Ballen, wie gewöhnlich bei *A. terricola*, zusammen, sondern verteilt sich in kleinere Teile, so daß man, besonders deutlich bei vitaler Neutralrotfäbung, oft schon an der Form der Nahrungsvakuolen die beiden Arten unterscheiden kann.

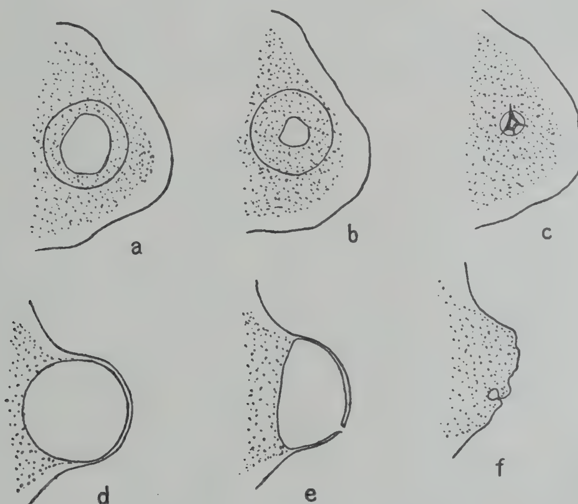
Innerhalb der Nahrungsvakuolen kann man, besonders deutlich bei *A. terricola*, das Auftreten einer stark lichtbrechenden Substanz sehen (Fig. 3 u. 4, G). Diese Substanz färbt sich mit Neutralrot erst einige Zeit nach der Entstehung und nur vorübergehend. Sie gelangt aus den Vakuolen ins Plasma, was man während der Plasmaströmungen bei der Bewegung direkt beobachten kann. Die anfangs größeren Tröpfchen verteilen sich langsam im Entoplasma, bis sie die Größe der oben beschriebenen Granula (Greeff's Glanzgranula) erreicht haben, mit denen sie wohl identisch sind. Bei *A. terricola* sind die Tröpfchen nach dem Übertreten ins Plasma schon meist

nicht mehr gefärbt (Neutralrot). Aber bei *A. sphaeronucleolus* lösen sich gleich während der Entstehung von den Verdauungsvakuolen kleine Tröpfchen los und verteilen sich schon im Plasma, während sie noch mit Neutralrot gefärbt sind. Daher sieht nach Neutralrotfärbung bei schwächerer Vergrößerung *A. sphaeronucleolus* mehr gleichmäßig rosa gefärbt aus, während bei *A. terricola* hauptsächlich die Nahrungsballen intensiv rot gefärbt sind.

Excretion.

Auf die Tätigkeit der Vakuole soll hier nur kurz eingegangen werden.

Wie schon oben erwähnt, fehlt die kontraktile Vakuole bei den Trockenformen und solchen, die sich in Kältestarre befinden, während die Entleerung besonders lebhaft bei den oben geschilderten, mit Opalisieren verbundenen Kernumwandlungen stattfand. Auch bei lebhaft kriechenden Tieren tritt die Entleerung häufiger ein als bei ruhenden.



Textfig. X.

Es läßt sich besonders bei großen Exemplaren von *A. terricola*, die man aus ziemlich trockenem Moose entnommen hat und die daher eine ziemlich zähe Oberfläche besitzen, sehr gut der Entleerungsvorgang verfolgen. Dieser findet, wie es in der Textfig. X a—c und d—f dargestellt ist, manchmal nach oben, mitunter nach der Seite hin statt.

F. Fortpflanzung.

Obwohl von den früheren Autoren besonderes Gewicht auf die Feststellung der Fortpflanzungsverhältnisse der Moosamöben gelegt worden ist, ist bisher nichts Bestimmtes darüber bekannt. Die Beschreibung der Bildung von Keimkugeln im Kern von *A. terricola* durch Greeff beruht wohl auf einer Täuschung durch einen Kernparasiten, dessen Sporenbildung im Kern Greeff beobachtete (vgl. Kap. C. V des II. Teils S. 424). Ebenso waren wohl die von Grosse-Allermann beobachteten kugeligen Gebilde, in denen er Fortpflanzungsprodukte der Amöbe vermutete, Parasiten (vgl. II. Teil Einl. S. 415). Auch waren bisher keinerlei Andeutungen für das Vorkommen einer Zweiteilung beobachtet worden.

Daß außer einer gewöhnlichen Zweiteilung, die bei diesen Untersuchungen bei *A. sphaeronucleolus* in den späten Stadien beobachtet werden konnte, auch eine Art von multipler Vermehrung stattfindet, zeigt das mitunter plötzliche Auftreten zahlreicher ganz kleiner Amöben, die in ihrem charakteristischen Aussehen ihre Zugehörigkeit zu den erwachsenen Formen bereits deutlich erkennen lassen, und die wohl kaum durch fortgesetzte Zweiteilung entstanden sein können.

Die Zweiteilung von *A. sphaeronucleolus* konnte an etwa 20 Exemplaren beobachtet werden. In allen diesen Fällen war die Kernteilung bereits vorüber, als die Amöben dem Moose entnommen wurden. Meist begann gerade die Durchschnürung des Plasmas. Nachdem bei den etwas in die Länge gestreckten Tieren eine rings herum verlaufende Einschnürung entstanden war, setzte eine immer stärker werdende Pseudopodienbildung ein, wodurch die Einschnürung immer tiefer wurde. Die Verbindungsbrücke zwischen beiden Tieren zog sich jedoch nicht in die Länge, sondern die beiden Tochterhälften blieben nahe beieinander, so daß es kurz vor der Trennung aussah, als ob zwei gewöhnliche Tiere sich mit ihren Pseudopodien berührten, wie es häufig vorkommt. Im Präparat ließ sich jedoch deutlich die Verbindungsbrücke nachweisen. Die Längsstreckung und Einschnürung der Tiere dauerte etwa 10—15 Minuten. Die endgültige Trennung erfolgte aber oft erst nach Stunden.

Im Leben waren die Tochterkerne (kurz vor der Durchschnürung des Plasmas) zunächst schwer festzustellen, da die Kernmembran sehr undeutlich war. Das Chromatin des Kernes war im ganzen Kernraum verteilt, wie sich auch auf den Präparaten zeigte. Von

diesem Stadium ab konnte die Umlagerung der Substanzen in den Tochterkernen bis zur Wiederherstellung der normalen Kernform verschiedentlich verfolgt werden (Fig. 47—50). In einigen Fällen führte diese Umlagerung zu einem mehrteiligen Binnenkörper (Fig. 43—46), wie er oben bei der Beschreibung der Kernformen, die keine vorübergehenden Stadien darstellten, erwähnt wurde (vgl. Fig. 24—29). Ihre Entstehung ist wohl auf Störungen während oder unmittelbar nach der Kernteilung zurückzuführen. Eine spätere Verschmelzung zu einem Binnenkörper wurde nicht beobachtet. Es zeigten in solchen Fällen jedesmal beide Tochterkerne dieselbe Erscheinung, doch war die Zahl der Binnenkörperteile meist verschieden.

Die Teilungsvorgänge wurden zum Teil in späten Abendstunden, einige auch vormittags zwischen 8 und 10 Uhr beobachtet.

Eine Beobachtung, die auch von BĚLAŘ an Teilungsstadien gemacht wurde, sei noch erwähnt. Es zeigte sich, daß bei der Konservierung der Teilungsstadien sehr leicht Schrumpfungen eintraten. Selbst wenn die Objekte bereits gefärbt waren und dann zur Weiterbehandlung in schwachen Alkohol gebracht wurden, so ging ein großer Teil derselben durch Platzen der Pellicula zugrunde, was bei normalen Amöben nie eintrat. Der Rest zeigte eine nur sehr schwache Färbbarkeit.

Verhältnismäßig häufig fanden sich bei *A. sphaeronucleolus* zwei, vereinzelt sogar drei normale Kerne. Bei *A. terricola* wurden in zwei Fällen zwei normale Kerne vorgefunden. In mehreren Fällen zeigten beide Kerne von *A. sphaeronucleolus* einen mehrteiligen Binnenkörper, wie er nach der Zweiteilung verschiedentlich beobachtet wurde. Es ist danach anzunehmen, daß die zweikernigen Formen nicht durch Verschmelzung zweier Tiere, wie bei *A. diploidea*, sondern durch Kernteilung ohne nachfolgende Plasmateilung entstanden sind. Das Unterbleiben der Plasmateilung und die Entstehung sogar dreikerniger Tiere beruht vielleicht auf denselben Gründen, wie die Entstehung zwei- und dreikerniger (aus einer dreipoligen Kernteilungsspindel hervorgegangenen) *Limax*-Amöben, die KÜHN [17] durch Deckglasdruck oder durch eine nur sehr dünne Flüssigkeitsschicht, in der die Amöben nur ganz flache Form annehmen konnten, künstlich hervorbrachte.

Daß außer über die Zweiteilung der Moosamöben bisher keine bestimmten Beobachtungen über sonstige Fortpflanzungserscheinungen gemacht werden konnten, liegt vielleicht daran, daß alle derartigen Vorgänge unterbleiben, sobald die Amöben ihrem natürlichen Aufenthaltsort entnommen sind und im Wasser aufbewahrt werden,

wie es zur Beobachtung nötig ist. Auch die Zweiteilungsstadien wurden immer nur in ganz frisch entnommenem Material vorgefunden.

Möglicherweise stellen die oben beschriebenen Vorgänge am Kern (Substanzauswanderung aus dem Kern und schließliches Verschwinden des Kernes) den Beginn einer Fortpflanzung dar, die aber außerhalb des natürlichen Mediums nicht zur Vollendung kommt. Es besteht wenigstens eine große Ähnlichkeit mit der bei anderen Rhizopoden beobachteten Bildung von Sekundärkernen bei Auflösung des Primärkernes.

Literaturverzeichnis.

1) Awerinzew, S.: Beiträge zur Struktur des Protoplasmas und Kernes. Zool. Anz. Bd. 32 1907.
2) Doflein, F.: Studien über die Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien. I. Arch. f. Protistenk., Suppl.-Band I 1907.
3) —: Lehrbuch der Protozoenkunde. G. Fischer, Jena 1916.
4) Gläser: Untersuchungen über die Teilung einiger Amöben und Phylogenie des Centrosomens. Arch. f. Protistenk. Bd. 25 1912.
5) —: Kernteilung, Encystierung und Reifung von Amoeba mira. Arch. f. Protistenk. Bd. 27 1914.
6) Goldsdhmidt, K.: Lebensgeschichte der Mastigamöben Mastigella vitrea n. sp. und Mastigina setosa n. sp. Arch. f. Protistenk., Suppl.-Bd. I 1907.
7) Greeff, R.: Über einige in der Erde lebende Amöben und andere Rhizopoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 2 1866.
8) —: Studien über Protozoen. 1888. Sitz.-Ber. d. Ges. z. Bef. d. ges. Naturw. z. Marburg 1888 Nr. 2.
9) —: Über den Organismus der Amöben. Ibid. 1890 Nr. 3.
10) —: Über die Erdamöben. Ibid. 1891 Nr. 1.
11) —: Über Amöben. Ibid. 1892 Nr. 1.
12) Grosse-Allermann: Studien über Amoeba terricola Greeff. Arch. f. Protistenk. Bd. 17 1909.
13) Gruber, A.: Amöbenstudien. Ber. d. Naturf. Ges. Freiburg i. B. Bd. 8 1894.
14) Haeckel, E.: Systematische Phylogenie der Protisten und Pflanzen. I. Teil. 1894.
15) Hartmann, M. u. Nägler, K.: Copulation bei Amoeba diploidea n. sp. mit Selbständigbleiben der Gametenkerne während der ganzen Lebenszeit. Sitz.-Ber. d. Ges. Naturf. Berlin Nr. 4 1908.
16) Korschelt, E.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 4 1889.
17) Kühn: Analyse der Chromatinverhältnisse und der Teilungsmechanik des Amöbenkernes mit Hilfe mehrpoliger Mitosen. Zool. Anz. Bd. 45 1915.
18) Kühn u. Wasielewski: Untersuchungen über Bau und Teilung des Amöbenkernes. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 38 1914.
19) Nägler, K.: Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 15 1909.

20) NERESHEIMER, E.: Über vegetative Kernveränderungen bei Amoeba Dofleini n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 1905.
21) PENARD, E.: Faune Rhizopodique du Bassin de Léman. Genf 1902.
22) —: Observations sur les Amibes à pellicule. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 1905.
23) —: Nouvelles recherches sur les Amibes du groupe Terricola. Ibid. Bd. 28 1913.
24) POPOFF, M.: Über den Entwicklungszyklus von Amoeba minuta n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 22 1911.
25) PRANDTL, H.: Die physiologische Degeneration von Amoeba proteus. Arch. f. Protistenk. Bd. 8 1907.
26) RAHM, P. G.: Biologisches und Physiologisches zur Kenntnis der Moosfauna. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 20 1922.
27) RHUMBLER, L.: Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 7 1898.
28) —: Zur Theorie der Oberflächenkräfte der Amöben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 83 1905.
29) SCHEEL: Beitrag zur Fortpflanzung der Amöben. Festschr. f. K. v. KUPFER. Jena 1899.
30) SCHIRSCH, P.: Lebenszyklus von Arcella vulgaris und Pelomyxa palustris. Arch. f. Protistenk. Bd. 33 1914.
31) STOLČ: Über das Verhalten des Neutralrots im lebenden Protoplasma nach Versuchen an Amoeba proteus. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 1 1902.

Tafelerklärung.

Abkürzungen: N = Nucleus, B = Binnenkörper, KM = Kernmembran, Na = Nahrungskörper oder Nahrungsvakuole, CV = Kontraktile Vakuole.

Außer Fig. 13, 22, 23, 24, 30, 37, 38 sind die Figuren nach dem Leben gezeichnet.

Tafel 17.

Fig. 1. Ruhende *Amoeba sphaeronucleolus.* LEITZ Obj. 7 Oc. 3.

Fig. 2. *A. terricola* in fließender Bewegung. LEITZ Obj. 5 Oc. 3.

Fig. 3. „Trockenform“ von *A. terricola* 5 Minuten nach Entnahme aus trockenem Moos mit zahlreichen Verdauungsvakuolen. LEITZ Obj. 7 Oc. 1.

Fig. 4. Große *A. terricola* mit zahlreichen Verdauungsvakuolen. LEITZ Obj. 7 Oc. 1.

Fig. 5. *A. terricola* mit einer kleineren lebenden *A. terricola* (*A*) im Innern. LEITZ Obj. 7 Oc. 3.

Fig. 6. Dieselbe Amöbe einen Tag später, die kleinere (*A*) verdauend. LEITZ Obj. 7 Oc. 3.

Fig. 7 u. 8. *A. sphaeronucleolus.* Aus dem Kern treten Substanzen ins Plasma über. LEITZ Obj. 7 Oc. 3.

Fig. 9. Die ins Plasma übergetretenen Gebilde. LEITZ Immers. $^1/_{12}$, Oc. 3.

Tafel 18.

Fig. 10—38 LEITZ Immers. $^1/_{12}$, Comp. Oc. 12.

Fig. 10. Kernformen von jungen *A. terricola.*

Fig. 11, 12, 14—20. Verschiedene Kernformen von *A. terricola.*

Fig. 13. Kern von *A. terricola.* Boraxkarmin.

Fig. 21. Normaler Kern von *A. sphaeronucleolus.*

Fig. 22. Ovaler Kern von *A. sphaeronucleolus.* Boraxkarmin.

Fig. 23. Desgl. mit polar angeordnetem Chromatin des Außenkernes und seitlicher Eindellung.

Fig. 24. Kern von *A. sphaeronucleolus.* Teile des Binnenkörpers im Außenkern. Boraxkarmin.

Fig. 25–29. Kerne von *A. sphaeronucleolus* mit zwei- und mehrteiligen Binnenkörpern.

Fig. 30. Kern von *A. sphaeronucleolus* mit stark lichtbrechenden Körnern am Binnenkörper. Boraxkarmin.

Fig. 31 u. 32. Kerne von *A. sphaeronucleolus* mit stark lichtbrechenden Körnern am Binnenkörper.

Fig. 33. Kern von *A. sphaeronucleolus* mit beginnender Vakuolenbildung im Binnenkörper.

Fig. 34 u. 35. Derselbe Kern je einen Tag später.

Fig. 36. Derselbe Kern noch einen Tag später, Vakuole wieder fast verschwunden.

Fig. 37. Kern von *A. sphaeronucleolus* mit einer Vakuole im Binnenkörper. Boraxkarmin.

Fig. 38. Großer Kern von *A. sphaeronucleolus* mit Wabenstruktur. Boraxkarmin.

Fig. 39. *A. sphaeronucleolus* mit stark vergrößertem Kern. Leitz Obj. 7 Oc. 3.

Fig. 40. *A. sphaeronucleolus* mit großem Kern, Binnenkörper mit pseudopodiemähnlichen Fortsätzen. Leitz Obj. 7 Oc. 3.

Fig. 41. *A. sphaeronucleolus.* Binnenkörper in Auflösung. Im Plasma Auftreten chromatischer Substanz (*Chr*). Leitz Obj. 7 Oc. 3.

Fig. 42. *A. sphaeronucleolus.* Binnenkörper vollständig verschwunden. Leitz Obj. 7 Oc. 3.

Fig. 43–46. Rekonstruktion eines Tochterkernes nach der Kernteilung. Entstehen eines mehrteiligen Binnenkörpers. In dem Stadium der Fig. 43 begann die Durchschnürung der Amöbe. Leitz Obj. 7 Oc. 6.

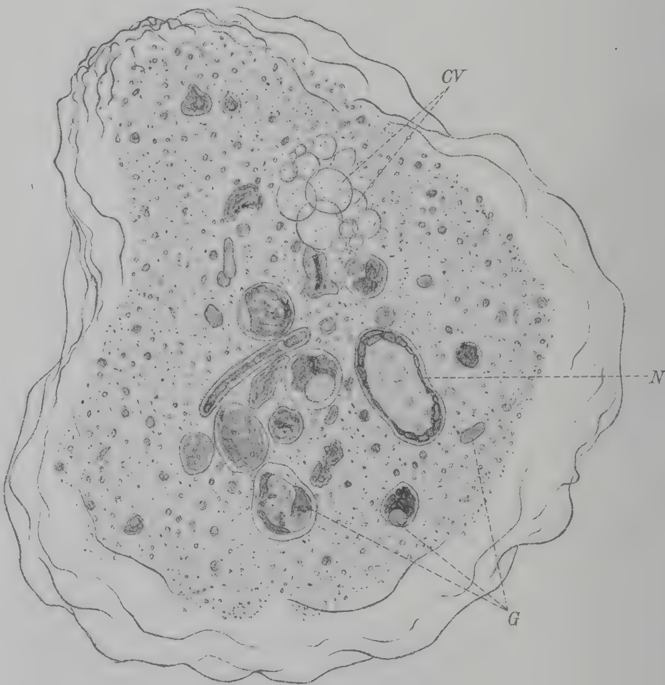
Fig. 47–50. Rekonstruktion eines Tochterkernes von *A. sphaeronucleolus.* Entstehen eines normalen Binnenkörpers. Leitz Obj. 7 Oc. 6.



1.



2.



4.



Lith Anst v K Wesser



10.



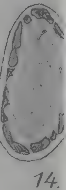
11.



12.



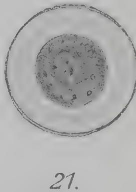
13.



14.



20.



21.



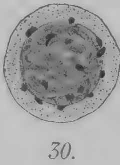
22.



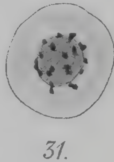
23.



24.



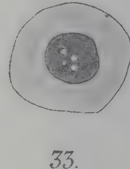
30.



31.



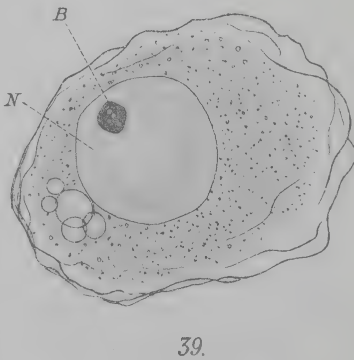
32.



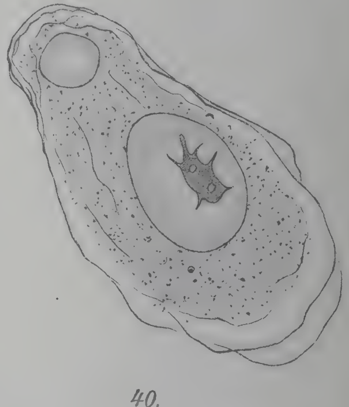
33.



34.



39.



40.



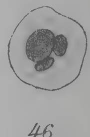
43.



44.



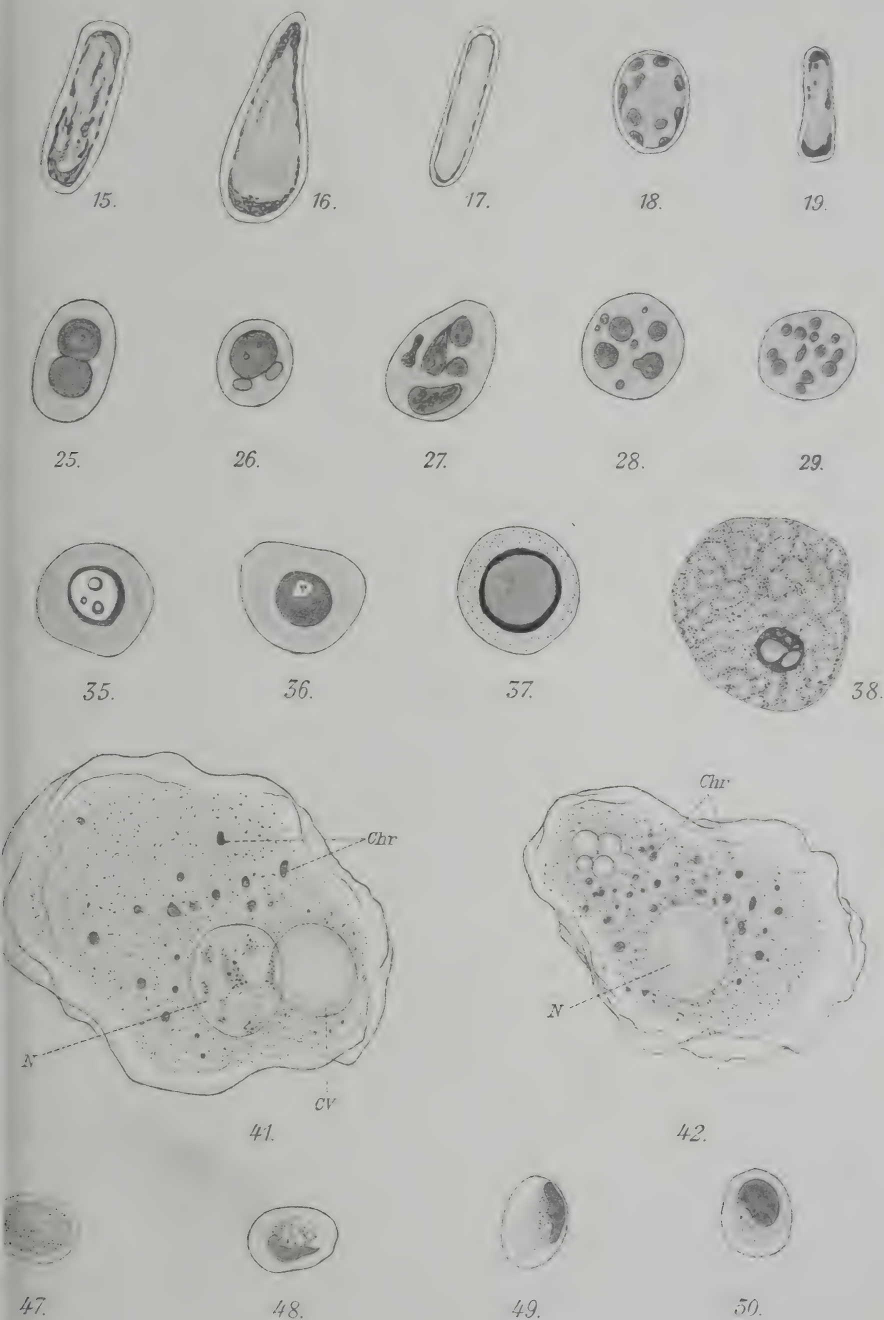
45.



46.

Otto Mattes gez.

Verlag von Gus



cher in Jena.
Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Über Chytridineen im Plasma und Kern von *Amoeba sphaeronucleolus* und *Amoeba terricola.*

Von
Otto Mattes.

(Hierzu Tafel 19 u. 20.)

Inhaltsübersicht.

A. Allgemeines.

Eine in verschiedener Beziehung interessante Erscheinung bilden die Parasiten der Amöben. Bei einer ganzen Reihe von Amöben sind parasitische Ciliaten, Flagellaten, Pilze und andere Organismen, deren systematische Stellung zum Teil fraglich ist, beschrieben worden. Von diesen Organismen beansprucht eine Gruppe besonderes Interesse, da sie sehr leicht Anlaß zu irrtümlichen Deutungen gibt. Es sind dies Chytridineen, die zu den Phycomyceten oder Pilzalgen gerechnet werden. Ihr Bau ist sehr primitiv, so daß morphologische Anhaltspunkte zur Unterscheidung der Arten kaum vorhanden sind. Dabei ist zweifelhaft, ob der primitive Bau eine Rückbildungserscheinung infolge der parasitischen Lebensweise oder ein Hinweis auf die Verwandtschaft mit anderen niederen Organismen ist.

Die Fortpflanzungsweise der einzelnen Formen ist nur von ganz wenigen genauer bekannt. In ihren vegetativen Stadien sind es einzellige, meist kugelige Gebilde, die sich zu einem oder mehreren Sporangien entwickeln. In ihrem weiteren Entwicklungskreis sind meist geißeltragende Schwärmsporen, auch amöboide Stadien, unbewegliche Sporen, Dauersporen und von einzelnen auch geschlechtliche Vorgänge beschrieben worden.

Da derartige Fortpflanzungserscheinungen sich innerhalb der Amöben, ja selbst innerhalb des Amöbenkernes abspielen, so ist eine Entscheidung, ob es sich um Fortpflanzungserscheinungen der Amöben selbst oder eines anderen selbständigen Organismus handelt, oft schwierig. Wie leicht solche Täuschungen entstehen, beweist eine Reihe irrtümlicher Angaben in der Literatur.

Schon Dangeard [3] weist darauf hin, daß wahrscheinlich die bei Stein (Infusionstiere Abt. III 1878) beschriebenen kugeligen Körper bei vielen Infusorien, die für Teilungsprodukte der Kerne gehalten wurden, Entwicklungszustände einer Chytridinee der Gattung *Sphaerita* darstellen.

In dem Werke von Leidy [10] „Fresh-Water Rhizopods of North America“ finden sich einige Abbildungen von *Amoeba villosa* und *Amoeba proteus* (Taf. VIII), in deren Innern große kugelige Gebilde, die von vielen kleinen Kugeln erfüllt sind, dargestellt werden. Daß es sich nicht um Fortpflanzungsstadien der betreffenden Amöben handelt, wie dort angenommen wird, sondern um Parasiten, ist nach den im folgenden beschriebenen Formen bei *Amoeba sphaeronucleolus* anzunehmen.

Auch stellt die von GREEFF [6] beschriebene „Bildung von Keimkugeln innerhalb des Kernes“ von *Amoeba terricola* wohl keine Fortpflanzung der Amöbe dar, sondern die Sporenbildung des im folgenden näher beschriebenen Kernparasiten.

Bei den von GROSSE-ALLERMANN [7] bei *A. terricola* beobachteten Gebilden, die nach seiner Vermutung Endstadien einer Fortpflanzung durch multiple Kernvermehrung darstellen, dürfte es sich wohl ebenfalls um parasitische Organismen handeln, mit denen die zu gleicher Zeit beobachteten amöboiden Stadien wohl nicht in Zusammenhang standen. (GROSSE-ALLERMANN: p. 50 und Fig. 18 u. 19).

Die von BOTT [1] beschriebene Schwärmerbildung bei *Pelomyxa palustris* wird von vielen Autoren auch für eine von Parasiten vorgetäuschte Erscheinung gehalten, die mit der Fortpflanzung der Amöbe nichts zu tun hat.

Die genauesten Untersuchungen über Chytridineen, deren Arten meistens in Pflanzen parasitieren, sind botanischerseits gemacht worden. Angaben über ihr Vorkommen in tierischen Organismen sind meist nur ganz kurz, auf Grund von nebenbei gemachten Beobachtungen.

Da es sich um Organismen handelt, die pflanzliche Charaktere mit denen niederer Protozoen vereinigen, so wäre es sicher wertvoll, wenn auch von zoologischer Seite diesem Gebiete zur Aufdeckung sicher sehr interessanter Verwandtschaftsbeziehungen Beachtung geschenkt würde. Auch Gesichtspunkte praktischer Art machen eine Kenntnis ihrer Lebensweise und Entwicklungsgeschichte wünschenswert, da sich unter ihnen eine Reihe schädlicher Parasiten befindet, wie z. B. *Chrysophlyctis endobiotica,* der Erreger des Kartoffelkrebses, dessen Ausbreitung in Europa im Zunehmen begriffen ist und der gerade in diesem Jahre große Schäden verursacht, oder *Olpidium Brassicae,* ein bekannter Gemüseschädling.

B. Drei im Plasma von *Amoeba sphaeronucleolus* parasitierende Chytridineen.

I. Literatur.

Die erste genauere Beschreibung von im Plasma von Amöben lebenden Chytridineen gab DANGEARD 1895 [3]. Weitere Angaben über ähnliche Beobachtungen machen u. a.

PRANDTL [14] (Testacee bei *Amoeba proteus*),
CHATTON-BRODSKY [2] (Chytridinee bei *A. limax*).
NÄGLER [11] (Chytridineen? bei *A. froschi* und *lacertae*).
PENARD [13] (Chytridineen bei *A. terricola*).

Im folgenden muß bei der Beschreibung dreier im Plasma von *A. sphaeronucleolus* vorkommenden Chytridineen näher auf einige der obigen Arbeiten eingegangen werden. Zwei der unten beschriebenen Arten sind der von DANGEARD aufgestellten Gattung *Sphaerita*, die dritte der Gattung *Olpidium* einzureihen.

II. *Sphaerita amoebae* nov. spec.

Diese Form trat im Plasma von *A. sphaeronucleolus* während der Sommermonate ziemlich zahlreich auf, vereinzelt auch im September. Ähnliche Formen beschrieben DANGEARD unter dem Namen *Sphaerita endogena* bei zwei Heliozoen (*Nuclearia simplex* und *Heterophrys dispersa*) und bei *Euglena*, PENARD 1913 eine nicht näher benannte *Sphaerita* besonders in *Amoeba alba* und CHATTON-BRODSKY bei *Amoeba limax* eine Chytridinee der Gattung *Sphaerita*, ebenfalls ohne Artbezeichnung. Letztere steht der hier beschriebenen Form am nächsten.

Im Gegensatz zu den von CHATTON-BRODSKY untersuchten Formen lassen sich alle Stadien dieses Pilzes auch in der lebenden Amöbe beobachten, so daß man nicht nur auf die Präparate angewiesen ist.

Die jungen vegetativen Stadien (Fig. 1 P_1—P_4) fallen in den vollkommen gesund aussehenden und sich normal bewegenden Amöben nicht auf, da sie frisch aufgenommenen Nahrungskörpern gleichen Es fanden sich 1—9 und mehr derartige rundliche Gebilde im Entoplasma. Erst bei längerer Beobachtung zeigte sich, daß die Amöbe sie nicht verdaut, sondern daß sie sich vergrößern. Die kleinsten Stadien sind etwa 2 μ groß und lassen im Innern kleine, zuerst kaum sichtbare Pünktchen erkennen, aber nicht wie bei dem Parasiten von CHATTON-BRODSKY einen deutlichen Kern. Die Größe nimmt schon nach wenigen Stunden merklich zu und übertrifft nach etwa $1^1/_2$ Tagen an Größe schon den Kern der Amöbe (Fig. 2 P_1, P_2). Ist die Amöbe von mehreren Parasiten infiziert, was meistens der Fall ist, so weisen diese oft erhebliche Größenunterschiede auf, was wahrscheinlich auf nicht gleichzeitige Infektion zurückzuführen ist. Beim Heranwachsen nehmen die Pünktchen im Plasma des Pilzes an Zahl und Größe zu, und das Plasma selbst wird trübgrau, wodurch sich der Pilz vom durchsichtigen Plasma der Amöbe deut-

licher abhebt. Eine feine Membran umschließt ihn. Bei jungen Stadien ist diese oft schwer zu sehen.

Hat der Pilz eine gewisse Größe erreicht, so tritt Stillstand im Wachstum ein und es beginnt die Sporenbildung. Die Größe, bei der die Sporenbildung einsetzt, ist sehr verschieden. Sind nur ein oder wenige Parasiten vorhanden, so mißt der Durchmesser 40—45 μ, bei mehr bis zu 7 oder 9 ungefähr gleichaltrigen erreicht der Durchmesser selten mehr als 25 μ (Fig. 4). Sind mehrere zu verschiedenen Zeiten zur Infektion gelangte Pilze in der Amöbe, so kommen die jüngsten meist gar nicht mehr zur Sporulation (Fig. 3 P_4 u. P_5, Fig. 5 P_2) und gehen zugrunde. Die etwas älteren schicken sich meist noch zur Sporenbildung an, sterben aber noch vor der Reife ab oder bilden ganz kümmerliche Sporangien mit wenigen Sporen. Nur ein oder zwei der zuerst eingedrungenen erreichen einen normalen Durchmesser.

Der Zeitpunkt des Aufhörens des Wachsens und des Beginns der Sporenbildung sind wohl durch das Absterben der Amöbe bedingt, da dies kurz zuvor eintritt. Die Bewegung wird träge, die Pseudopodien schwinden allmählich und häufig bildet eine charakteristische zackige Linie die Randkontur der abgestorbenen Amöbe (Fig. 5, 6). Im Außenkern treten als typische Absterbeerscheinungen bei der sich noch schwach bewegenden Amöbe Granulationen auf (Fig. 4—6 N). Schließlich umschließt die Pellikula nur noch den abgestorbenen Kern, Nahrungsreste und die Parasiten zusammen mit einer meist klaren Flüssigkeit.

Zu Beginn der Sporenbildung wird die den Parasiten umhüllende Membran deutlicher und im Innern treten blasse runde Gebilde von 1,2—1,5 μ Durchmesser auf (Fig. 3 u. 4), deren Zahl und Lichtbrechungsvermögen zunimmt, bis schließlich das Innere des Pilzes vollkommen mit den kugeligen Sporen erfüllt ist (Fig. 5 P_1, Fig. 6 P_4). Die Zahl der Sporen beträgt in den großen Sporangien mehrere hundert, in den ganz kleinen weit unter hundert.

Nach einigen Stunden platzt das Sporangium und die 1,2—1,5 μ großen Sporen entleeren sich zunächst in das Innere der Amöbe und schließlich durch entstehende Risse nach außen. Die leere Hülle des Sporangiums ist noch längere Zeit sichtbar. Sie läßt keine besonders gestaltete Öffnung erkennen (Fig. 6 P_1—P_3), wie dies bei den nächsten beiden Arten der Fall ist. Eine aktive Begung weder Sporen oder eine Verschmelzung wurde nie beobachtet.

Die Infektion mit den Sporen geht wohl so vor sich, daß die Amöbe selbst diese mit anderen Nahrungskörpern aufnimmt. Die

kleinsten beobachteten Stadien im Innern der Amöben kommen an Größe den Sporen ungefähr gleich. Da die Amöbe kurz vor der Sporulation des Pilzes abstirbt, so kann nicht, wie bei dem Parasiten von Chatton-Brodsky, nochmals in derselben Amöbe eine Infektion eintreten.

III. *Sphaerita plasmophaga* nov. spec.

Diese Form trat während des Sommers ebenfalls im Plasma von *A. sphaeronucleolus* auf. Es fanden sich bis zu 10 Parasiten in einer Amöbe. Die jungen vegetativen Stadien ähneln den oben beschriebenen, nur erscheint das Plasma homogener (Fig. 7). In ihrer weiteren Entwicklung schlagen die zunächst alle gleich aussehenden Pilze in demselben Wirtstier verschiedene Wege der Entwicklung ein. Ein Teil bildet, wie der oben beschriebene Parasit, kugelige, im Durchmesser zwischen 15 und 20 μ schwankende Sporangien. Die Amöbe ist meist schon zu Beginn der Sporenbildung abgestorben, und der Kern, sowie der Plasmarest zerfällt sehr bald. Nur die Pellicula bildet wieder eine Hülle. Ist im Innern eines Sporangiums die Sporenbildung vollzogen, so wölbt sich, wie man unter dem Mikroskop verfolgen kann, eine kleine Ausbuchtung vor (Fig. 10a). Nach wenigen Minuten reißt plötzlich an dieser Stelle die Membran, so daß eine zunächst enge halsförmige Öffnung entsteht, durch die ein Teil der Sporen oft um das dreifache des Sporangiumdurchmessers herausgeschleudert wird, zunächst ins Innere der Amöbe (Fig. 10b, 8, 9). Nach einigen Sekunden folgt dann stoßweise weniger hastig die Entleerung der übrigen Sporen. Die leeren Hüllen mit ihrem charakterischen Hals (Fig. 8 u. 9) sind meist noch einige Stunden zu beobachten und beginnen dann zu schrumpfen. Die Sporen besitzen einen Durchmesser von 1,5—3 μ und lassen im Innern einen stark lichtbrechenden Fleck erkennen. Eigenbewegung wurde nicht beobachtet.

Die eben beschriebenen Sporangien werden meist von den größten, also wohl zuerst eingedrungenen Pilzen gebildet, während anscheinend die später eingedrungenen eine andere Entwicklung einschlagen. Sie bilden eine zweite derbe Membran aus, die sich zum Schluß stark faltet (Fig. 8, 9 u. 11). Diese Gebilde stellen Dauersporen dar, wie sie allgemein bei den Chytridineen verbreitet sind. Im Innern liegt der kugelförmige, im Durchmesser 7—12 μ betragende Protoplast. Die ganze Dauerspore mißt etwa 9—15 μ im Durchmesser. Ob vor der Membranbildung eine Verschmelzung zweier Protoplasten stattfand, konnte nicht beobachtet werden.

Bei anderen Chytridineen konnte zum Teil eine Verschmelzung zweier Gameten beobachtet werden, z. B. bei *Olpidium viciae.* Die geißeltragenden Sporen, die dort in den Sporangien gebildet werden, sind zum Teil asexuell und bilden nach dem Eindringen in eine neue Wirtszelle wieder ein Sporangium. Ein Teil der Sporen (Gameten) aber verschmilzt zu einer zwei Geißeln besitzenden Zygote, die, nachdem sie sich festgesetzt hat, ihren Inhalt in eine Wirtszelle entleert. Dieser Protoplast bildet dann eine Dauerspore. Bei anderen Formen konnte eine der Bildung der Dauersporen vorangehende Copulation bisher nicht beobachtet werden (z. B. *Synchytrium*).

Eine Erklärung dafür, daß im allgemeinen die Chytridineen geißeltragende Sporen besitzen, während die in Amöben parasitierenden Formen fast alle unbewegliche Sporen hervorbringen, ist vielleicht in der Beschaffenheit der Wirtszellen zu suchen. Die meisten, wie auch die beiden erwähnten Formen, parasitieren in pflanzlichen Zellen, die Membranen besitzen, und meist sind nur ein oder ganz wenige Sporangien, bzw. Dauersporen in einer Zelle vorhanden. Soll eine Verschmelzung oder eine gewöhnliche asexuelle Neuinfektion eintreten, so ist hierzu eine selbständige Bewegung notwendig. Bei den Amöbenparasiten liegen sämtliche Stadien in der Amöbe nahe beieinander, so daß eine Verschmelzung zweier Protoplasten gut möglich ist. Zum Eindringen der asexuellen Sporen in eine neue Wirtszelle ist ebensowenig eine Eigenbewegung nötig. Da die Pellicula der Amöbe sehr schnell zerfällt, gelangen die Sporen sehr bald nach außen, wo sie dann von einer anderen Amöbe als Nahrungskörper aufgenommen werden können. Vielleicht stellt die Rückbildung der Geißel auch eine Anpassungserscheinung früherer Wasserformen an das Leben im Moose dar.

IV. *Olpidium amoebae* nov. spec.

Dieser Parasit wurde während der Monate September und November im Plasma von *A. sphaeronucleolus,* aber auch verschiedentlich in *Philodina roseola,* einem im Moosrasen häufig anzutreffenden Rotator, beobachtet.

Die jungeu Stadien sind von den oben beschriebenen kaum zu unterscheiden (Fig. 12—14). Ein deutlicher Unterschied tritt erst bei der Bildung der Sporangien auf. Diese sind oval und besitzen an den Polen kleine, kaum merkliche Vorwölbungen (Fig. 13 Sp_3 u. Fig. 15). Vor der Entleerung der Sporen wird wie bei anderen verwandten Arten, z. B. *Olpidium Brassicae,* an einer dieser Vor-

wölbungen ein durchsichtiger Entleerungsschlauch gebildet, der in der Länge ungefähr den Durchmesser des Sporangiums erreicht.

Durch diesen Entleerungsschlauch gelangen die etwa 2,5—3 μ großen, geißeltragenden Schwärmsporen zunächst in das Innere der abgestorbenen Amöben oder Rotatorien, wo die am hinteren Ende befindliche Geißel der etwas in die Länge gestreckten Schwärmspore zunächst kaum sichtbar ist (Fig. 13 u. 14). Sie gleiten langsam durch den besonders in den Rotatorien anscheinend ziemlich zähflüssigen Inhalt, bis sie schließlich durch eine Öffnung nach außen gelangen. Hier nimmt die Spore sofort kugelige Gestalt an, und die langsam schlagende etwa 12—15 μ lange Geißel ist jetzt gut sichtbar. Manchmal haftet das äußere Ende der Geißel auf dem Objektträger und der Sporenkörper macht dann um diesen Punkt herum zuckende Bewegungen. Nach 20—30 Minuten beruhigen sich die Sporen, und während die Geißel verschwindet, zeigt der Sporenkörper kaum merkbare amöboide Bewegungen. Eine Verschmelzung zweier Sporen konnte nicht beobachtet werden.

Außer den eben beschriebenen Sporangien fanden sich auch Dauersporen in den befallenen Tieren (Fig. 13 D, 14, 16). Die sie umschließende Membran war nicht so derb wie bei der vorigen Art.

Die Amöben starben während der Bildung der Sporangien ab. Die von dem Pilz befallenen Rotatorien waren, als sie zur Beobachtung kamen, schon abgestorben und die Bildung der Sporangien war schon fast beendigt.

Nach dem Bau der Sporangien und der Schwärmsporen ist diese Art der Gattung *Olpidium* einzureihen.

C. Eine im Kern von *Amoeba sphaeronucleolus* und *Amoeba terricola* parasitierende Chytridinee, *Sphaerita nucleophaga* nov. spec.

I. Literatur.

Die erste genauere Beschreibung einer im Kern von Rhizopoden lebenden Chytridinee ist die von Dangeard 1895 [3]. Ähnliche Beobachtungen sind, zum Teil aber nur sehr kurz, beschrieben worden von

Gruber 1904 bei *Amoeba viridis* [8],
Penard 1905 bei *Amoeba terricola* [12],
Elpatiewsky 1909 bei *Arcella vulgaris* [5],
Doflein 1907 bei *Amoeba vespertilio* [4].

DANGEARD stellt den von ihm bei *Amoeba verrucosa* beobachteten Kernparasiten zu den niederen Chytridineen in die Nähe der Gattung *Sphaerita* und nennt ihn *Nucleophaga amoebae.* Bei den in den anderen Arbeiten beschriebenen Parasiten handelt es sich um nahestehende Formen. Eine kurze Übersicht über die einzelnen Angaben und eine Betrachtung über verwandtschaftliche Stellung, bzw. Identität der einzelnen Formen, folgt nach der Beschreibung des bei *A. sphaeronucleolus* beobachteten Parasiten.

II. Material und Untersuchungsweise.

Das Vorkommen dieses Pilzes wurde vereinzelt während des ganzen Winters, besonders aber nach starker Kälte, beobachtet. Nach einer sehr strengen Kälteperiode Ende Januar 1922 trat er so stark auf, daß während einiger Tage etwa 90 Proz. der dem im Freien befindlichen Moosrasen entnommenen Amöben (*A. sphaeronucleolus*), darunter auch vier *A. terricola* infiziert waren. Die Empfänglichkeit für die Infektionen war wohl durch Schädigungen infolge der Kälte erhöht (vgl. I. Teil S. 397 u. 401). Ganz vereinzelt trat der Pilz auch während der Sommermonate auf.

Die Untersuchungsweise ist bereits im I. Teil näher beschrieben worden (vgl. dort S. 388). Infolge der Durchsichtigkeit von *A. sphaeronucleolus* konnten fast alle Beobachtungen am lebenden, ungefärbten Objekt gemacht werden. Täglich wurde eine Anzahl Amöben dem Moose entnommen. Von den infizierten Amöben, die sich hierunter befanden, wurden einige, und zwar besonders die noch junge Stadien der Parasiten im Kern aufwiesen, auf einzelne Objektträger gebracht und in der feuchten Kammer aufbewahrt. Täglich wurde ein- oder zweimal kontrolliert und die sich bietenden Bilder gezeichnet. Auf diese Weise gelang es, die Entwicklung der erst kurz eingedrungenen Parasiten bis zur Sporenentlassung innerhalb der isolierten Amöben lückenlos zu beobachten, was im Durchschnitt 5—10 Tage beansprucht. Die charakteristischen Bilder solcher Beobachtungsreihen sind in Fig. 18—22 u. 32—35 wiedergegeben.

III. Entwicklung bis zur Sporulation.

Die jüngsten gerade erst in den Kern eingedrungenen Parasiten sind bei der lebenden Amöbe nur sehr schwer zu erkennen. (Fig. 36 stellt einen normalen, nach einem Schnittpräparat gezeichneten Kern von *A sphaeronucleolus* dar.) Sie erscheinen wie kleine etwa 2,5 μ große Vakuolen im Außenkern, oft dem Binnenkörper angelagert

(Fig. 37—41). Im Präparat lassen sie sich etwas deutlicher, besonders gut in den Schnittpräparaten nachweisen. Manchmal befinden sich auch zwei oder drei, seltener sechs oder mehr Parasiten in einem Kern (Fig. 26—29, 53—68).

Ein Kern ist in dem Pilz nicht nachzuweisen, nur ganz feine Granulationen, die mit dem Alter an Zahl und Größe zunehmen. Der Binnenkörper der Amöbe wurde niemals befallen.

Im Plasma der Amöbe lassen sich die Gebilde, die vorübergehend dort vorhanden sein müssen, mit Bestimmtheit nicht feststellen, da sie den Bestandteilen des Amöbenplasmas und aufgenommenen Nahrungskörpern, z. B. Bakterien, in Größe und Lichtbrechungsvermögen zu sehr gleichen.

Das kleine Bläschen vergrößert sich verhältnismäßig schnell. Schon nach 1—2 Tagen erreicht der Parasit die Größe des Binnenkörpers. Oft gelingt es dann beim lebenden Objekt nicht leicht zu entscheiden zwischen Binnenkörper und Pilz. Mitunter erweckt es den Anschein, als ob es sich um einen mehrteiligen Binnenkörper handelte, wie man ihn nicht selten antrifft (vgl. Taf. 15 Fig. 25—29). Im Präparat wird der Unterschied durch die verschiedene Färbung deutlich.

Je mehr der Pilz an Größe zunimmt, desto stärker wird der Binnenkörper zur Seite gedrängt und abgeplattet (Fig. 17—20, 41—50). Sind mehrere Pilze eingedrungen, so platten sie sich beim Größerwerden an den Berührungsstellen ab (Fig. 59, 61—63). Wenn sehr viele eingedrungen sind, kann der Binnenkörper auch in einzelne Brocken zerfallen und schließlich verschwinden (Fig. 68). Die Teilung eines Parasiten wurde nicht beobachtet. Der Binnenkörper wird schließlich ganz flach der Kernmembran angepreßt (Fig. 20, 48). Von oben gesehen erscheint er dann entsprechend der Abflachung größer als gewöhnlich (Fig. 61—63).

In diesem Stadium zeigt die Amöbe gewöhnlich noch keine krankhaften Erscheinungen (Fig. 17, 20).

Wenn der Pilz den ganzen Kernraum erfüllt, so hört sein Wachstum oft noch nicht sofort auf, sondern er dehnt die Kernmembran erheblich aus. Besonders deutlich wird dies, wenn mehrere Parasiten eingedrungen sind. Die stark gespannte Kernmembran ist dann an den nicht anliegenden Stellen deutlich als dünnes Häutchen sichtbar (Fig. 29, 65, 66). Der Pilz scheint nicht nur Stoffe aus dem Außenkern, sondern auch aus dem Plasma zu seinem Aufbau zu verwenden, während die Masse des Binnenkörpers wenigstens nicht merkbar angegriffen wird.

IV. Sporenbildung und Entleerung.

Nicht lange nachdem der Pilz den ganzen Innenraum des Kernes erfüllt, und während der nachfolgenden Wachstumsperiode, erscheint sein Plasma dunkler, vor allem dadurch, daß die Granulationen gröber werden (Fig. 51). Um diese Chromatinbrocken grenzt sich das Plasma zu kugeligen Sporen ab, die schließlich den Parasiten in sehr regelmäßiger Anordnung ganz erfüllen (Fig. 21, 23, 25). Dieses Sporangium nimmt die Stelle des ehemaligen Kernes ein, noch umhüllt von der Kernmembran und dem noch oft sichtbaren Binnenkörper. Wenn 2, 3 oder, was selten der Fall ist, mehr Parasiten in einem Kern zur Reife gelangen — bei mehr als 3 sterben meistens alle vor der Sporulation ab (Fig. 29) — erreichen sie nicht die sonstige Größe und meistens kommt es zum Platzen der Kernmembran, so daß dann die verschiedenen Sporangien getrennt in der Amöbe liegen und dadurch Plasmaparasiten vortäuschen können (Fig. 30, 31).

Während der Sporenentwicklung treten bei der Amöbe die ersten Anzeigen des baldigen Absterbens auf. Die Bewegung wird träger, die Pseudopodienbildung läßt nach und im trüb werdenden Plasma treten Vakuolen auf (Fig. 21—24). Sehr bald hört jegliche Plasmaströmung auf, Ecto- und Entoplasma bilden eine trübe Masse, umschlossen von der sich langsam glättenden Pellicula.

Bald platzt die Sporangium- und Kernmembran, und die Sporen gelangen in das Plasma der Amöbe. Es entsteht keine besonders gestaltete Öffnung am Sporangium, sondern ein unregelmäßiger Riß. Durch die eintretende Zersetzung der Amöbe entstehen sehr bald Öffnungen in der Pellicula, durch die dann die Sporen nach außen gelangen (Fig. 22, 25).

Die Sporen sind kugelig, 1,2—2 μ groß und unbeweglich. Die stark lichtbrechende Außenschicht erschwert die Durchsicht. Ein Kern war nicht nachweisbar. Manchmal glaubt man im Innern einen stark lichtbrechenden Punkt (Fetttropfen?) zu sehen.

Der Vorgang der Infektion konnte nicht beobachtet werden, auch wenn man gesunde Amöben und Sporen in engster Berührung auf dem Objektträger aufbewahrte.

Eine Entwicklung der Sporen scheint nur im Außenkern stattfinden zu können oder dem Teil des Kernes bei *A. terricola*, der dem Außenkern von *A. sphaeronucleolus* entspricht. In vier Fällen wurde der Parasit im Innern des Kernes von *A. terricola* angetroffen.

V. Verlauf der Entwicklung im Kern von *A. terricola.*

Wie bei *A. sphaeronucleolus* der Binnenkörper von dem sich vergrößernden Parasiten zur Seite gedrängt wird, so werden bei *A. terricola* die diesem entsprechenden Chromatinbrocken an die Kernmembran angepreßt (Fig. 33, 34). Die jüngeren Stadien sind sehr schwer zu erkennen, da die Chromatinschicht die Durchsicht erschwert. So kommt es, daß der Parasit erst auffällt durch die zunehmende Trübung des Plasmas, und wenn der gewöhnlich ovale *A. terricola*-Kern infolge des größer werdenden Inhaltes auch Kugelgestalt annimmt.

VI. Fehlen geschlechtlicher Vorgänge und Dauerzustände.

Bei den oben beschriebenen Sporen handelte es sich wohl um asexuelle Fortpflanzungselemente. Geschlechtliche Vorgänge wurden bisher bei keinem Kernparasiten festgestellt. Ob es sich dabei um eine Rückbildung handelt, oder ob solche sich vielleicht außerhalb der Amöben abspielenden Vorgänge bisher der Beobachtung entgangen sind, kann nicht entschieden werden.

Bei dem Kernparasiten und dem ersten der drei oben beschriebenen Plasmaparasiten, der in der primitiven Art der Entleerungsöffnung des Sporangiums große Ähnlichkeit mit dem Kernparasiten aufweist, wurden keine Dauerzustände, die bei den anderen Arten regelmäßig auftraten, beobachtet.

VII. Vergleich mit verwandten Formen.

Um den oben beschriebenen Kernparasiten mit den früheren von Dangeard, Gruber, Penard und Doflein beobachteten vergleichen zu können (die Angaben von Elpatiewsky sind hierzu zu kurz), seien deren Angaben kurz wiedergegeben.

Dangeard's [2] *Nucleophaga amoebae* befällt im Gegensatz zu den anderen Formen den Binnenkörper des Kernes (von *Amoeba verrucosa*). Er füllt zunächst den Binnenkörper aus und dehnt nach Erfüllung des ganzen Kernes durch weiteres Wachstum die Membran erheblich aus. Es können auch mehrere Parasiten im Kern vorhanden sein. Die Sporen und die jungen Stadien lassen einen deutlichen Kern mit Nucleolus und Membran erkennen. Beim Heranwachsen des Parasiten tritt Kernvermehrung ein, die schließlich zu der Sporenbildung führt. In dem Vorhandensein von Kernen ist er dem Plasmaparasiten, den Chatton-Brodsky beobachtete, ähnlich. Die Sporen sind, wie bei den anderen Kernparasiten, unbeweglich.

Dangeard und später auch Penard sprechen die Vermutung aus, daß das Fehlen einer Geißel bei den von ihnen beobachteten Sporen eine Folge ungünstiger äußerer Lebensbedingungen sein könne und im Normalzustand vielleicht geißeltragende Sporen zur Entwicklung kämen. Die späteren Beobachtungen haben jedoch gezeigt, daß das Fehlen bei diesen Formen immer der Fall ist.

Gruber [8] gibt in seiner Arbeit nur einige Abbildungen älterer Stadien. Der Pilz kam erst kurz vor der Sporenbildung zur Beobachtung. Der Kern des Wirtstieres, *Amoeba viridis,* besitzt einen Bau wie der von *A. sphaeronucleolus.* Der Binnenkörper soll bei den infizierten Tieren verschwinden. Man kann hieraus, da auch junge und mittlere Stadien des Parasiten nicht beschrieben oder abgebildet wurden, nicht entnehmen, ob der Binnenkörper selbst oder der Außenkern befallen wurde, letzteres ist jedoch wahrscheinlicher. Die Sporen sind wesentlich verschieden von denen, die Dangeard beobachtete. Sie bildeten immer kleine Gruppen von 5—6 sehr kleinen ovalen Gebilden. Gruber hebt auch selbst hervor, daß es sich nicht um *Nucleophaga amoebae* handle. In den Kulturen sollen zuletzt viele infolge der Wirkung des Pilzes vollkommen kernlos gewordene aber lebende Amöben sich vorgefunden haben.

Penard hat in 6 Fällen einen Kernparasiten bei *A. terricola* beobachtet. Einmal fand sich dieser auch bei *A. sphaeronucleolus.* Eine nähere Angabe oder eine Abbildung für diesen Fall gibt er nicht. Seine Angaben über den Parasiten bei *A. terricola* stimmen mit den in dieser Arbeit beschriebenen Beobachtungen überein. Der Parasit wurde von ihm nur in vorgeschrittenen Stadien erkannt und abgebildet. Einmal beobachtete Penard eine abweichende Sporenbildung, die mit der von Gruber beschriebenen übereinstimmt. Es handelte sich hierbei wohl um einen zweiten Parasiten, vielleicht um die von Gruber beobachtete Form. Penard glaubt, daß der von ihm und der von Gruber beobachtete Parasit identisch sei mit *Nucleophaga amoebae* Dang. Die bestehenden Unterschiede, glaubt er, könnten die Folge anderer äußerer Bedingungen sein.

Doflein beschreibt bei *A. vespertilio* einen Kernparasiten, der dem bei *A sphaeronucleolus* in den wesentlichen Punkten gleicht. Einige abweichende Beobachtungen lassen sich leicht dadurch erklären, daß bei Doflein die Anfangsstadien nicht genauer studiert werden konnten und die Beobachtungen infolge Undurchsichtigkeit des lebenden Amöbenplasmas am konservierten Material gemacht wurden. Der Parasit befiel den Außenkern und drängte den Binnenkörper zur Seite. Dieser soll sich auf diesen Stadien etwas ver-

größern. (Eine scheinbare Vergrößerung tritt auch bei *A. sphaeronucleolus* auf, die aber durch die Abplattung des an die Wand gedrückten und daher in der Aufsicht größer erscheinenden Binnenkörpers sich erklärt.) Im Verlauf der Entwicklung soll manchmal eine Teilung des Parasiten in mehrere Portionen vor sich gehen, die aber nicht direkt beobachtet wurde, sondern aus dem Präparat geschlossen wurde. (Die Abbildungen entsprechen aber ganz denen, wie sie sich bei Infektionen durch mehrere Parasiten bei *A. sphaeronucleolus* zeigten (Fig. 59—61, 65).) Im übrigen verlief die Entwicklung wie bei *A. sphaeronucleolus.* Die Sporen waren auch unbeweglich. Doflein glaubt auf Grund seiner Beobachtungen keine systematischen Betrachtungen anstellen zu können.

Bei einem Vergleich der fünf oben besprochenen Angaben über Kernparasiten ergibt sich, daß wohl drei verschiedene Formen bei den Beobachtungen vorgelegen haben.

Eine am wenigsten bekannte Art stellt wohl der von Gruber und in einem Fall vielleicht von Penard beobachtete Parasit dar.

Die zweite Art bildet der von Dangeard beschriebene und auch benannte Parasit *Nucleophaga amoebae.*

Eine dritte, bisher noch nicht benannte Art lag den Beobachtungen von Penard, Doflein und den in der vorliegenden Arbeit gemachten Angaben über einen Kernparasiten bei *A. sphaeronucleolus* zugrunde.

D. Systematisches.

Zur Übersicht sei zum Schluß eine kurze Charakterisierung der vier oben beschriebenen Arten gegeben.

1. *Sphaerita amoebae* nov. spec.

Anfangs als kugeliges, mit dünner Membran umgebenes Gebilde, einzeln oder zu mehreren im Entoplasma von *A. sphaeronucleolus.* Kein Kern sichtbar, nur diffus im Plasma verteilte Chromatinkörner. Nach der Wachstumsperiode bildet sich der Protoplast zu einem kugeligen Sporangium um, das ohne besonders gestaltete Entleerungsöffnung platzt und geißellose, kugelige Sporen entläßt. Dauersporen wurden nicht beobachtet.

2. *Sphaerita plasmophaga* nov. spec.

Anfangsstadien wie oben. Ein Teil der Protoplasten wird zu kugeligen Sporangien, die eine halsartige Entleerungsstelle besitzen.

Sporen wie oben. Der andere Teil der Protoplasten wird zu derbwandigen, buckeligen Dauersporen.

3. *Olpidium amoebae* nov. spec.

Anfangsstadien meist in größerer Anzahl im Plama von *A. sphaeronucleolus,* ganz vereinzelt in dem Rotator *Philodina roseola.* Sporangien ellipsoidisch mit zwei Papillen. An einer Papille tritt bei der Entleerung ein kurzer Entleerungsschlauch auf. Schwärmsporen mit einer Geißel am hinteren Ende. Dauersporen mit welliger Membran.

4. *Sphaerita nucleophaga* nov. spec.

Anfangsstadien kleine, homogene, kugelige Körperchen einzeln oder zu mehreren im Außenkern von *A. sphaeronucleolus* und *A. vespertilio,* seltener im Innern des Kernes von *A. terricola* beobachtet. Während des Heranwachsens und der Bildung des kugeligen Sporangiums Beiseitedrängen des Binnenkörpers bzw. der Chromatinschicht des Amöbenkernes. Entleerung der unbeweglichen, geißellosen Sporen durch Platzen von Sporangium- und Kernmembran. Dauersporen wurden nicht beobachtet.

Bemerkenswert ist, daß fast alle in Rhizopoden parasitierende Chytridineen, auch drei der hier beschriebenen Arten, im Gegensatz zu fast allen anderen Chytridineen geißellose Sporen besitzen.

Verschiedentlich ist schon in der Literatur auf die Ähnlichkeit zwischen Chytridineen und den Haplosporidien unter den Sporozoen hingewiesen worden, so z. B. von Doflein.[1]) Die hier beschriebenen geißellosen Chytridineen sprechen nach Doflein für eine Verwandtschaft beider Gruppen.

Daß das Fehlen der Geißel als eine Rückbildung infolge Anpassung an das Leben im Moose und in einem tierischen Organismus aufgefaßt werden kann, ist schon oben erwähnt worden.

Hinsichtlich der Entleerungsart des Sporangiums ist die zweite hier beschriebene Art, *Sphaerita plasmophaga,* von Interesse. Während die in der Lebensweise sehr ähnliche Art, *Sphaerita amoebae,* und

[1]) Doflein, Protozoenkunde 1916 p. 1085: Viele Ähnlichkeiten mit den hier behandelten Formen (Haplosporidien) haben die Chytridineen, welche wie viele der in diesem Buche behandelten Organismen zu dem Grenzgebiet zwischen Tier und Pflanzenreich gehören. Sie werden meist von Botanikern untersucht, müssen aber von jedem berücksichtigt werden, der die Verwandtschaftsverhältnisse der Sporozoen, der Flagellaten und Rhizopoden studieren will. Da die Chytridineen begeißelte Stadien haben, sind sie mit den hier behandelten Formen wohl nicht allzu nahe verwandt.

die beiden Kernparasiten keine besonderen Entleerungsstellen aufweisen, wird bei *Sphaerita plasmophaga* regelmäßig eine charakteristische Entleerungsstelle gebildet. Deren Bedeutung wird nur dann verständlich, wenn man ähnliche Bildungen bei verwandten Formen, die in Pflanzenzellen leben, vergleicht. So dient ein Entleerungsschlauch, wie er sich z. B. bei *Olpidium Brassicae* findet, offenbar dazu, den Sporen den Weg aus den tief im Substrat liegenden Sporangien durch die Membranen der Wirtszelle nach außen zu ermöglichen. Bei *Sphaerita plasmophaga* finden sich auch regelmäßig Dauersporen. Diese Form nimmt also eine Zwischenstellung ein zwischen den Arten, die keine Geißel, keine Dauersporen und keine besondere Entleerungsstelle des Sporangiums besitzen, und den typischen Arten, z. B. der Gattung *Olpidium*, die Geißel usw. besitzen. Die hier beschriebene *Olpidium*-Art zeigt außer durch den Besitz des Entleerungsschlauches, der Geißel usw. besonders durch das Vorkommen in Rotatorien, daß sie keine ausschließlich an den Parasitismus in Amöben angepaßte Form ist.

Die in tierischen Organismen lebenden Chytridineen zeigen besonders deutlich die Anpassungsfähigkeit bei einer weitgehenden Spezialisierung in der Art ihres Vorkommens, die soweit geht, daß die beiden Kernparatiten nur in ganz bestimmten Teilen von Protozoenkernen anzutreffen sind.

Zum Schluß möchte ich Herrn Geheimrat Korschelt, sowie auch Herrn Prof. Tönniges und Herrn Prof. Claussen für das jederzeit meiner Arbeit entgegengebrachte Interesse meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Literaturverzeichnis.

1) Bott, K.: Über die Fortpflauzung von Pelomyxa palustris. Arch. f. Protistenk. Bd. 8 1907.

2) Chatton et Brodsky: Le parasitisme d'une Chytridinée du genre Sphaerita Dang. chez Amoeba limax Dujardin. Arch. f. Protistenk. Bd. 17 1909.

3) Dangeard, P. A.: Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasme. Le Botaniste 4 sér. 1895.

4) Doflein, F.: Studien über die Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien I. Arch. f. Protistenk. Suppl.-Bd. I 1907.

5) Elpatiewsky, W.: Zur Fortpflanzung von Arcella vulgaris. Arch. f. Protistenk. Bd. 10 1907.

6) Greeff, R.: Über einige in der Erde lebende Amöben und andere Rhizopoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 2 1866.

7) Grosse-Allermann: Über Amoeba terricola. Arch. f. Protistenk. Bd. 17 1909.
8) Gruber, A.: Über Amoeba viridis Leidy. Zool. Jahrb. Suppl. VII 1904.
9) Kryptogamenflora der Mark Brandenburg Bd. 5 1915.
10) Leidy: Fresh-Water Rhizopods of North America. Report of the Geolog. Survey of the Territor. Vol. 12. Washington 1879.
11) Nägler, K.: Fakultativ-parasitische Micrococcen in Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 19 1910.
12) Penard, E.: Observations sur les Amibes à pellicule. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 1905.
13) —: Nouvelles recherches sur les Amibes du groupe Terricola. Arch f. Protistenk. Bd. 28 1913.
14) Prandtl, H.: Entwicklungskreis von Allogromia. Arch. f. Protistenk. Bd. 9 1907.

Tafelerklärung.

Abkürzungen: N = Kern der Amöbe, B = Binnenkörper, KM = Kernmembran, P = Parasit, Na = Nahrungskörper, CV = Kontraktile Vakuole, D = Dauerspore, Sp = Sporangium.

Tafel 19.

Fig. 1—24 nach dem Leben. Wenn nichts Besonderes vermerkt, Leitz Obj. 7 Oc. 3.

Fig. 1—6. Entwicklungstadien von *Sphaerita amoebae* im Plasma von *Amoeba sphaeronucleolus.*

Fig. 1. Vier junge Stadien von *Sphaerita amoebae.*

Fig. 2. Zwei ältere und ein junges Stadium.

Fig. 3. Fünf verschieden alte Stadien, bei P_1 und P_2 beginnende Sporenbildung.

Fig. 4. Zahlreiche Parasiten in Sporenbildung. Amöbe im Absterben.

Fig. 5. Abgestorbene Amöbe mit einem reifen Sporangium und einem jungen Parasiten.

Fig. 6. Abgestorbene Amöbe mit einem reifen Sporangium und drei bereits entleerten.

Fig. 7—11. *Sphaerita plasmophaga* im Plasma von *A. sphaeronucleolus.*

Fig. 7. Noch lebende Amöbe mit zahlreichen Parasiten verschiedenen Alters.

Fig. 8 u. 9. Abgestorbene Amöbe mit entleerten Sporangien und Dauersporen.

Fig. 10a. Reifes Sporangium mit der kurz vor der Entleerung entstehenden Vorwölbung.

Fig. 10b. Geöffnetes, fast entleertes Sporangium.

Fig. 10c. Sporangium einige Stunden nach der Entleerung. (Fig. 10a—c Leitz Ölimmers. $^1/_{12}$, Oc. 12).

Fig. 11. Dauersporen. (Leitz Ölimmers. $^1/_{12}$, Oc. 12.)

Fig. 12—16. *Olpidium amoebae.*

Fig. 12. *A. sphaeronucleolus* mit verschieden alten Stadien der Parasiten.

Fig. 13. Abgestorbene Amöbe mit zwei jungen Parasiten, vier Dauersporen, einem reifen und zwei bereits geöffneten Sporangien und Schwärmsporen.

Fig. 14. *Philodina roseola* mit verschieden alten Stadien der Parasiten.

Fig. 15. Ein geschlossenes, zwei geöffnete Sporangien und Schwärmsporen. Leitz Ölimmers. $^1/_{12}$, Oc. 12.

Fig 16. Dauersporen. Leitz Ölimmers. $^1/_{12}$, Oc. 12.

Fig. 17—24. *Sphaerita nucleophaga.*

Fig. 17. Große *A. sphaeronucleolus*, im Kern eine *Sphaerita nucleophaga* mittleren Stadiums.

Fig. 18—22. *A. sphaeronucleolus* mit verschieden alten Entwicklungsstadien des Parasiten im Kern. Die Figuren in einem Abstand von je 2 Tagen gezeichnet.

Fig. 23. *A. sphaeronucleolus* mit reifem Sporangium im Kern. Plasma zeigt bereits Absterbeerscheinungen.

Fig. 24. Abgestorbene Amöbe mit reifem Sporangium im Kern.

Tafel 20.

Fig. 25—35 nach dem Leben. Leitz Obj. 7, Oc. 3. Von Fig. 36—68 sind Fig. 37, 38, 41, 56, 57, 61, 63, 65, 66 nach dem Leben, die übrigen nach Präparaten gezeichnet. Leitz Ölimmers. $^1/_{12}$, Oc. 12.

Fig. 25—68. *Sphaerita nucleophaga.*

Fig. 26—28. Lebende *A. sphaeronucleolus* mit mehreren Kernparasiten.

Fig. 29. Abgestorbene *A. sphaeronucleolus* mit zahlreichen nicht zur Sporenbildung gelangten Kernparasiten.

Fig. 30 u. 31. Abgestorbene *A. sphaeronucleolus* mit mehreren durch Platzen der Kernmembran ins Plasma gelangten Sporangien.

Fig. 32—35. *A. terricola* mit verschieden alten Entwicklungsstadien der Parasiten im Kern. Die Figuren in einem Abstand von je 2 Tagen gezeichnet.

Fig. 36. Normaler Kern von *A. sphaeronucleolus.*

Fig. 37—68. *Sphaerita nucleophaga* in Kernen von *A. sphaeronucleolus.*

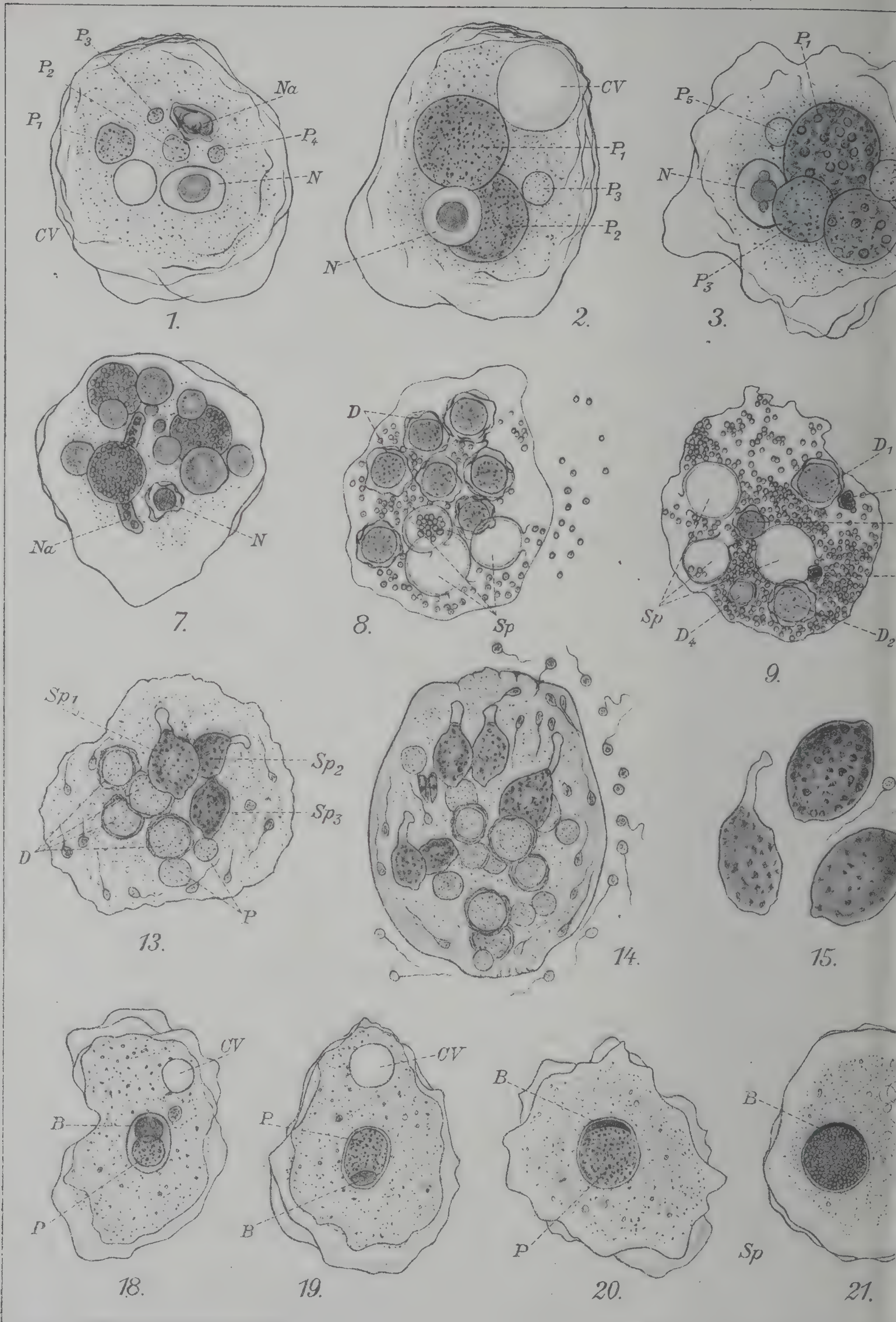
Fig. 37—40. Sehr junge Parasitenstadien.

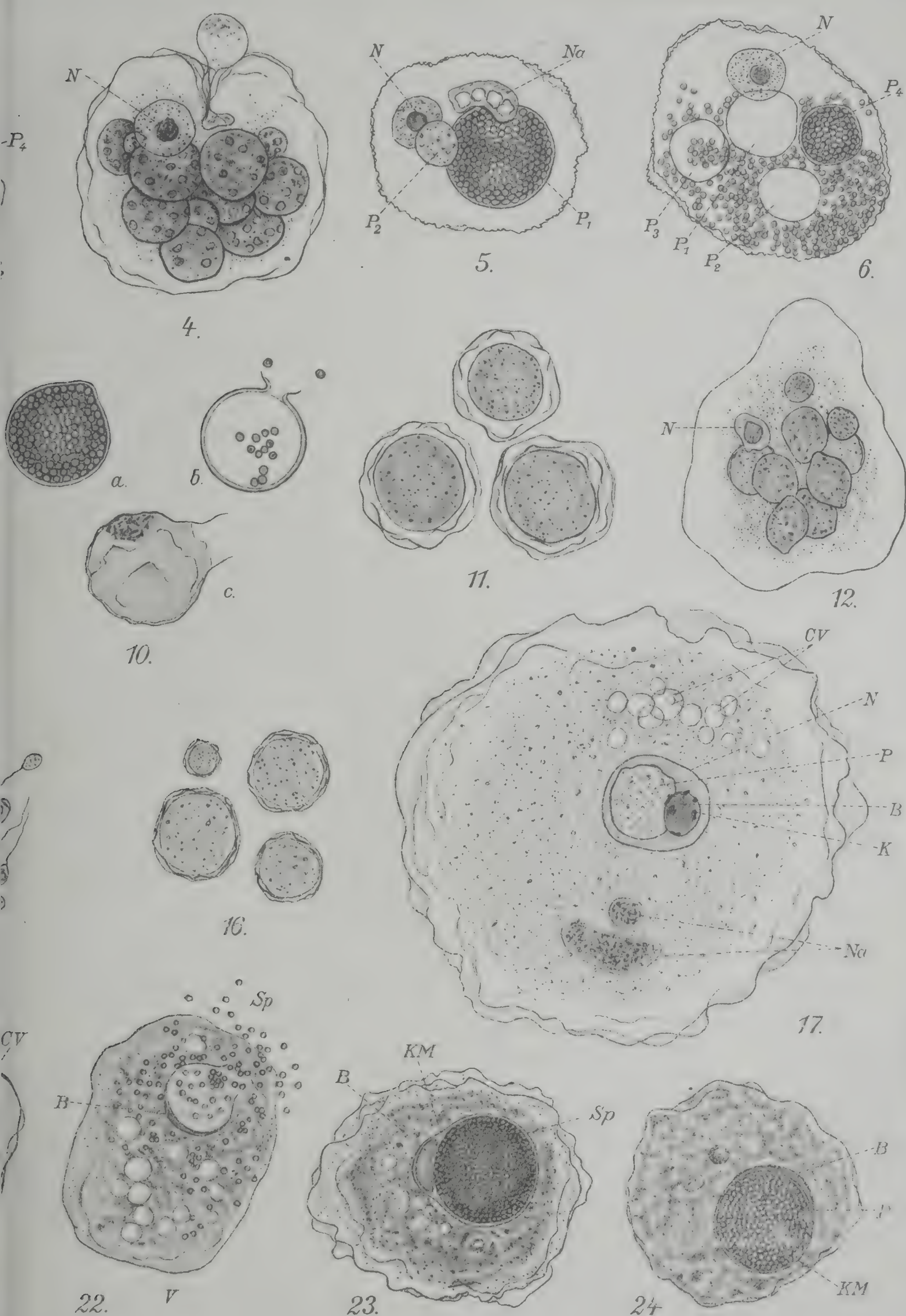
Fig. 41—50. Ältere Stadien, der Binnenkörper des Kernes zum Teil zur Seite gedrückt.

Fig. 51. Verdichtung des Chromatins im Kernparasiten vor der Sporenbildung (Schnitt).

Fig. 52. Regelmäßige Anordnung des Chromatins bei der Sporenbildung (Schnitt).

Fig. 53—68. Kerne mit mehreren Parasiten.

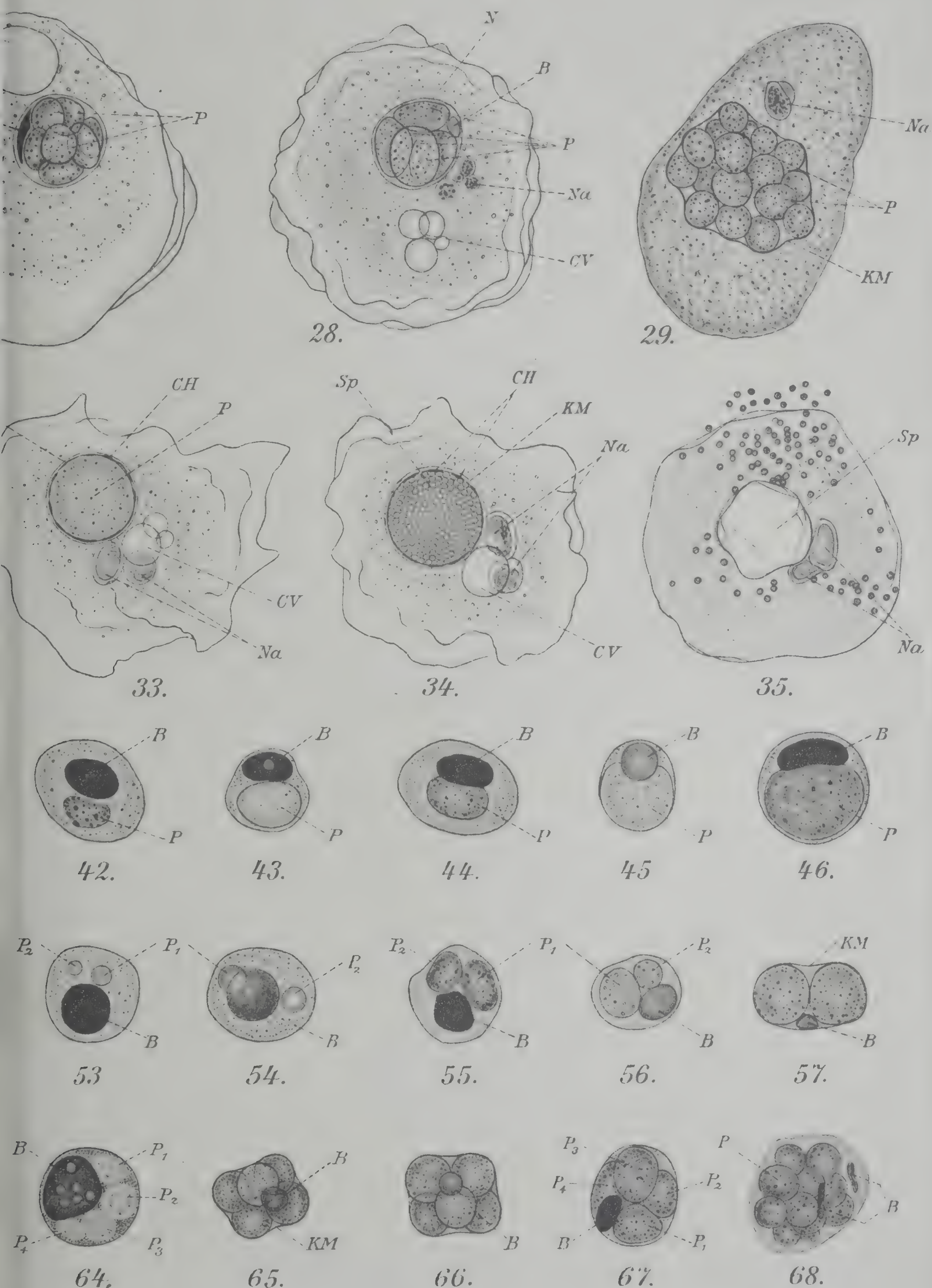

P3
P2
P1
Na
P4
N
CV
1.
CV
P1
P3
P2
N
2.
P1
P5
N
P3
3.
Na
N
7.
D
Sp
8.
D1
Sp
D4
D2
9.
Sp1
Sp2
Sp3
D
P
13.
14.
15.
CV
B
P
18.
CV
P
B
19.
B
P
20.
B
Sp
21.



N
Na
P₂
P₁
P₄
P₃
CV
P
B
K
Sp
KM
a.
b.
c.
V
4.
5.
6.
10.
11.
12.
16.
17.
22.
23.
24.



25. 26. 27. 30. 31. 32. 36. 37. 38. 39. 40. 41. 47. 48. 49. 50. 51. 52. 58. 59. 60. 61. 62. 63.



ischer in Jena.

Lith. Anst. v. K Wesser, Jena.

Kleinere Mitteilungen.

Neue oder wenig bekannte Protisten. X.

Neue oder wenig bekannte Flagellaten. IX.

Mitteilungen über nicht genügend bekannte Peridineen.

Von

E. Lindemann, Berlin-Tempelhof.

(Hierzu Tafel 21.)

1. *Peridinium cunningtoni* Lemm.

In dem von ihm bearbeiteten dritten Band der „Kryptogamenflora der Mark Brandenburg“ (Leipzig, Gebr. Borntraeger, 1910) gibt Lemmermann auf S. 658 Fig. 29—33 Abbildungen der von ihm benannten Form *P. cunningtoni.* Diese Form scheint auch Lemmermann's besondere Aufmerksamkeit erregt zu haben, denn er widmet ihr eine längere Besprechung in seinem Werke. Als Fundorte für dieselbe sind hier angegeben:

„Plankton von Seen (Tanganyika, Tiersee, Balaton), und Flüssen (Rhein, Mosel).“ Deutsche Seen, in denen Lemmermann diese Form gefunden hat, sind nicht genannt.

Ich möchte hier auf diese Spezies aufmerksam machen, zunächst, weil sie leicht mit *P. quadridens* Stein verwechselt wird und ferner, weil ich die von Lemmermann angegebene Epivalvatäfelung niemals gefunden habe, so viel ich auch nach ihr suchte.

Ich fand zuerst ähnliche Formen in der früheren Provinz Posen (Zeitschr. d. naturwissensch. Abteil. d. deutsch. Gesellsch. f. Kunst u. Wissensch., Hefte 77 u. 81) und bezeichnete sie fälschlich mit *P. quadridens* St. Bald aber sah ich, daß meine Formen eine seitliche Apikaltafel weniger hatten als die letztere: ich glaubte daher, dieselben zu *P. cunningtoni* stellen zu müssen. Aber auch dies erwies sich als falsch, denn bei *P. cunningtoni* sollten alle Apikaltafeln bis an den Apex reichen, während meine Formen eine charakteristische linke dap besaßen, welche stets deutlich unterhalb des Apex endete. Ich entschloß mich daher damals, meine Formen mit *P. cunningtoni* var. *pseudoquadridens* zu bezeichnen, in der Hoffnung, die näheren Zusammenhänge dieser Formen später aufklären zu können.

Dieses ist mir bisher trotz aller hierauf verwandter Mühe nicht möglich gewesen. Ich möchte aber dennoch den heutigen Stand dieser Angelegenheit hier mitteilen, um so vielleicht einen Schritt weiter zu kommen, indem ich andere Untersucher zu weiteren Arbeiten in dieser Richtung anrege.

Über *P. quadridens* St. ist meines Wissens nur einmal in der letzten Zeit etwas berichtet worden: List gibt diese Form aus Teichen in der Umgegend von Darmstadt an (Zeitschr. f. Fischerei, Bd. 16, Heft 1, Berlin 1911). An seinen Beobachtungen ist interessant, daß *P. quadridens* von ihm nur im Winter gefunden wurde! Wenn es sich hier also wirklich um die richtige Form gehandelt hat, so wäre *P. quadridens* als Winterform anzusprechen. Meine Bemühungen, Material aus Darmstadt zu bekommen, sind fehlgeschlagen, weil die Form in den folgenden Wintern nicht wieder aufzufinden war.

Bei *P. quadridens* liegt die charakteristische dorsale Apikalplatte genau in der dorsalen Mittellinie.

Nach Lemmermann's Abbildungen ist bei *P. cunningtoni* die für meine Formen charakteristische linke dap überhaupt nicht vorhanden. Lemmermann's Zeichnung gibt vier bis an den Apex reichende Apikalplatten wieder, von denen keine sich besonders durch ihre Lage auszeichnet. Ich habe versucht, diese Form zu finden und möchte hier über meine Ergebnisse berichten.

Zunächst untersuchte ich eine Reihe deutscher Seen, von denen vielleicht auch Lemmermann Planktonproben bearbeitet hat. So u. a. die um Plön gelegenen Holsteiner Gewässer: ich fand hin und wieder *P. cunningtoni* var. *pseudoquadridens*, nicht aber *P. cunningtoni*.

Hierauf untersuchte ich Proben aus dem Rhein, den Lemmermann als Fundort für seine Form angegeben hat. Ich fand nur in einer

Probe aus dem „Oppenheimer Hafen“ vom 16. Juli 1908 das *P. cunningtoni* var. *pseudoquadridens*, nicht aber *P. cunningtoni*.

Dann fand ich *P. cunningtoni* von Woloszynska angegeben für eine Form aus dem Viktoria-Nyanza (Afrika). Das von ihr untersuchte Material ist von Br. Schröder gefischt und in der „Hedwigia“ Bd. 55, 1914 beschrieben worden. Herr Dr. Br. Schröder hatte die Liebenswürdigkeit, mir dieses Material zur Verfügung zu stellen; ich fand auch in ihm nur *P. cunningtoni* var. *pseudoquadridens*.

Zuletzt hatte nun Herr Professor Dr. Schauinsland, Bremen die Freundlichkeit, mir das ganze noch von Lemmermann vorhandene Material zur Verfügung zu stellen, wofür ich auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank sage. Ich fand leider in dem umfangreichen Materiale nur ein einziges Exemplar von *P. cunningtoni* var. *pseudoquadridens*.

Hiernach ist wohl anzunehmen, daß mir Formen vorgelegen haben, die auch Lemmermann gesehen hat. Es ist auch wahrscheinlich, daß *P. cunningtoni* und seine Varietät *pseudoquadridens* dieselbe Form darstellen, doch, ehe ich diese Frage endgültig entscheide, möchte ich weitere Untersuchungen abwarten.

Die Varietät *pseudoquadridens* ist bei uns eine sehr häufige Form. Ich kenne sie aus Posen, Brandenburg, Mecklenburg, Holstein, vom Rhein, aus Schlesien und aus Afrika. Virieux bildet sie mit anderem Namen aus der Franche-Comté ab: also kommt sie auch in Frankreich vor. In manchen Jahren ist diese Form seltener, manchmal trifft man sie in ungeheurer Menge an. In solchen Seen, in die städtische Abwässer hineinflossen, war sie immer selten. (Wollsteiner See.)

Abbildungen dieser Form finden sich im Archiv für Protistenkunde, Bd. 39, Heft 3, 1918. Sie ist von *P. quadridens* zu unterscheiden durch die Lage der so charakteristischen linken dap, welche nicht bis an den Apex reicht. Bei *P. quadridens* liegt diese Platte genau in der dorsalen Mittellinie, bei *P. cunningtoni* var. *pseudoquadridens* dagegen ist sie nach der linken Seite verschoben. (Orientierung ist mit Hilfe der seitlichen Stacheln an der Hypovalva leicht.)

Die Identität der beiden zuletzt genannten Formen wird sich am besten an Proben aus dem Tiersee bei Kufstein feststellen lassen, denn Lemmermann hat gerade hier, wie er angibt, besonders genau untersucht.[1])

---

[1]) Während der Drucklegung hatte Herr Dr. Brehm-Eger die Liebenswürdigkeit, mir zwei Proben aus dem Tiersee zu übersenden. Ich fand darin das typische

2. *Peridinium lomnicki* Wolosz. (?) (Fig. 1—6.)

Es handelt sich hier um eine Peridinee, die von mir stets nur im Frühjahre nach der Schneeschmelze in großen Mengen in Teichen und kleineren Tümpeln gefunden wurde. Sie macht äußerlich in lebendem Zustande ganz den Eindruck eines *Glenodinium*, ist auch vielleicht bereits unter solchem Namen beschrieben, doch ist ihre Täfelung wohl ausgebildet, wenn sie auch niemals sehr stark wird.

Fundorte: Kleine Wasserlöcher auf dem Acker beim Dorfe Trebchen in der Nähe von Lissa in Posen. 16. März 1918.

Teich des Parkrestaurants in Südende-Berlin. 3. März 1920. Dieses Material verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Professor Dr. R. Kolkwitz, dem ich meinen besten Dank auch an dieser Stelle sage.

Verwandte: Es erscheint mir nicht unwahrscheinlich, daß die von Schilling beschriebene Form *Glenodinium edax* mit vorstehender Form identisch ist. Hierzu ist zu bemerken, daß eine bloße Umrißzeichnung, wie sie von Schilling und anderen früher stets gegeben zu werden pflegte, zur Erkennung einer *Glenodinium*-Form nicht genügend ist. Ebenso ist es auch nicht ratsam, nur die Täfelung allein darzustellen, wie es Woloszynska getan hat. Leere Hüllen deformieren sich leicht und die Furchenstrukturen der lebenden Formen, besonders diejenigen der Längsfurche, sind an den leeren Hüllen meist nicht mehr zu erkennen. Hierzu kommen Kämme oder Ausbauchungen, die gänzlich fortfallen.

Andererseits ist nach meinen Befunden die Farbe eines *Peridiniums* nicht von so großer Wichtigkeit, wie wohl angenommen zu werden pflegte. Ich sah dieselben Formen braun und zuweilen farblos, ja, ich sah *Glenodinium oculatum* St. in demselben Teiche teils braun, teils blaugrün (wie Cyanophyceen) gefärbt.

Mit *Glenodinium edax* stimmt die hier beschriebene Form gut überein in der Größe und in der „derben" Haut. Die feinen Stacheln treten bei lebendigen Exemplaren nicht deutlich in die Erscheinung. Ob die Form sich tierisch ernährt, will ich dahingestellt sein lassen. Ein Augenfleck ist nicht vorhanden. In fauligem Wasser habe ich die Form nicht gefunden.

Vielleicht sind mehrere Formen unter dem Namen *Glenodinium edax* beschrieben.

P. c. var. *pseudoquadridens*, mithin ist die Identität dieser Form mit *P. cunningtoni* Lemm. sicher nachgewiesen. Herrn Dr. Brehm auch an dieser Stelle meinen besten Dank.

Woloszynska hat eine Form unter dem Namen *Peridinium lomnicki* beschrieben, deren Täfelung mit derjenigen unserer Form übereinstimmt. (Polnische Süßwasserperidineen, Bull. de l'Academie des Sciences de Cracovie; Classe d. Sc. Math. et Natur, Serie B: Sc. nat. 1916.) Die hier gegebenen Abbildungen und Diagnosen finden sich im Arch. f. Protistenkunde Bd. 45, Heft 1, 1922. Ich werde mich der im Archiv benutzten Figurenbezeichnungen bedienen.

Fig. 10 nach Woloszynska zeigt uns ein wahrscheinlich im Umriß etwas deformiertes *Peridinium,* doch stimmt die Gestalt im allgemeinen mit derjenigen unserer Form überein. Die Größe der Apikaltafeln scheint etwas zu wechseln: in Fig. 10 b sind dieselben kleiner als in Fig. 10 c. Stachelbildungen wie bei unserer Form. Dagegen ist die Woloszynska'sche Form etwas größer als unsere. (Die Größe soll variieren.) Die polnische Form wurde auch im Sommer gefunden.

Die beiden Formen stimmen recht gut überein, doch ist ihre Variationsfähigkeit weiter zu untersuchen. Woloszynska bildet nämlich noch eine Form ab, deren Täfelung mit der unserigen identisch ist: *Peridinium wierzejski* (Fig. 9).

Über diese Fig. 9 ist folgendes zu bemerken: es wäre gut, wenn die Verfasserin angeben würde, welche Täfelung sie für die häufigere hält, die der Fig. 9 c oder die der Fig. 9 d. Systematisch könnte dies von Wichtigkeit sein. Dann ist (auch im Original) die Bezeichnung der Fig. 9 e nicht „Ventralansicht", sondern Dorsalansicht. Endlich ist Fig. 9 f eine Ventralansicht, und zwar der Woloszynska'schen var. *minor,* die ich streichen würde, da Größenänderungen bei Peridineen stets vorkommen. Wahrscheinlich gehört aber diese „Varietät" hier gar nicht hin, denn ihre Längsfurche greift auf die Epivalva über und dieses Merkmal pflegt bei derselben Art sehr konstant zu sein.

Peridinium wierzejski unterscheidet sich von unserer Form vor allem durch seine Umrißgestalt. Auch sind seine Stachelbildungen bei weitem nicht so stark als bei den beiden anderen Formen. Ich muß sagen, daß das ganze *Peridinium wierzejski* mich fast wie eine Jugendform anmutet; jedenfalls ist seine Verwandtschaft mit *Peridinium lomnicki* so groß, daß ich von der Aufstellung einer neuen Art absehen würde.

Ich stelle die von mir gefundene Form zunächst zu *Peridinium lomnicki;* um sie aber vorderhand unterscheiden zu können, beschreibe ich sie als:

Peridinium lomnicki var. *punktulatum* n. var. (Fig. 1—6).

Zellen kugelig, mit zugespitzter Epivalva; dorsoventral nicht abgeplattet. 28—36 μ lang, 26—34 μ breit. Apex vorhanden. Querfurche wenig linkswindend, Längsfurche nicht auf die Epivalva übergreifend, fast bis zum Hinterrande reichend. Epivalva größer als die Hypovalva, zugespitzt, halbkugelig, mit 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 map + 1 sap + 2 dap. Die sap liegt auf der linken Seite. Hypovalva halbkugelig, mit 5 pst + 2 at. Tafeln dünn, nicht areoliert, Epivalva mit Papillen, Hypovalva mit winzigen Stacheln besetzt. Kern groß, in der Mitte der Zelle gelegen. Augenfleck fehlt. Chromatophoren scheibenförmig. Oft rote Ölflecke im Innern der Zelle. An lebenden Exemplaren wurde Pustelbildung beobachtet. Die Hülle öffnet sich an der Querfurche.

Vielleicht könnte man dieses *Peridinium* auch zur Gattung *Kryptoperidinium* stellen, doch möchte ich das vorderhand nicht tun, weil die Täfelung stets ohne besondere Hilfsmittel leicht erkannt werden kann.

Vorstehende Varietät hielt sich in flachen Glasschalen am Fenster eine Zeitlang lebend: ich konnte auf diese Weise die Cystenbildung beobachten. Das Ausschlüpfen des Zellinhaltes habe ich freilich nur unter dem Mikroskope gesehen, wo natürlich Cystenbildung nicht eintrat. Indessen war die Form massenhaft in der Kultur vorhanden, und außer ihr keine andere, wohingegen zuerst keine Cysten gesehen wurden, während allmählich dieselben immer häufiger wurden, bis zuletzt keine lebenden Formen, dafür nur noch Cysten vorhanden waren. So halte ich einen Irrtum für ausgeschlossen: die in Fig. 6 abgebildete Cyste ist eine Dauerform unserer Varietät, die sich in der Kultur gebildet hat.

Über diese Dauerform noch ein Wort: Ich habe ähnliche Dauerformen von verschiedenen Arten erhalten; sie unterschieden sich stets nur darin, daß diejenigen einer Art mehr kugelig, die einer anderen mehr oval waren. Diese Dauerformen bildeten sich stets nur in der Kultur: Ich halte es aber für sehr wahrscheinlich, daß in der freien Natur auch noch andere Dauerformen gebildet werden. An dieser Stelle möchte ich, diese Frage betreffend, nur auf meine kleine Notiz: „Ein neues *Spirodinium*“ (Hedwigia, Bd. 64, 1922) hinweisen. Ich glaube an dieser Form dieselbe Erfahrung gemacht zu haben.

Die Täfelung der var. *punktulatum* war recht konstant, nur hin und wieder traf ich mehr abnorm anmutende Exemplare an. Von einer Abbildung derselben habe ich abgesehen.

Am 2. Juli 1918 fand ich in der Litoralzone des Schlawasees (Schlesien) in geringer Menge eine Form, die ich mit der hier beschriebenen Varietät identisch halten möchte. Die Täfelung dieser Form war nicht zu erkennen, doch stimmte ihr Äußeres genau mit der Varietät *punktulatum* überein. Dieser Fundort ist mir deswegen interessant gewesen, weil hier zu gleicher Zeit auch Mallomonasformen häufig vorkamen: die Vergesellschaftung mit Monaden wird aber von Schilling als charakteristisch für *Glenodinium edax* angegeben.

3. Eine neue *Kolkwitziella* (Fig. 7—10).

Am 11. Juli 1916 fand ich im Wollsteiner See (frühere Provinz Posen) eine neue Dinoflagellatenform, die ich *Kolkwitziella* nannte und welche sich von allen übrigen bekannten Formen dieser Gruppe durch ihre eigenartige Hülle auszeichnete. (Arch. f. Protistenkunde Bd. 39, 1918, Taf. 17, Fig. 1.) Zuerst sah ich nur eine leere Hülle, die ich in einem Präparat festhielt, um sie in Aquarell zu malen. Seither ist mir nicht bekannt geworden, daß *Kolkwitziella* wieder aufgefunden wäre, und doch sind solche Funde sehr nötig, um das scheinbar eigenartige Vorkommen dieser Form zu studieren und ihre Variationsbreite festzustellen.

Heute möchte ich an dieser Stelle meine neuen Beobachtungen über *Kolkwitziella* kurz zusammenfassen. Doch will ich zuerst nachholen, die neue Gattung zu beschreiben, was ich seinerzeit leider versäumte.

Kolkwitziella, gen. nov.

Zellen ventral gesehen etwa dreieckig, mit abgerundeter Basis. Apikaler Teil ist leicht zugespitzt, Apex scheinbar fehlend. Querfurche deutlich, kreisförmig; Längsfurche auf die Hypovalva beschränkt, meist in einer rinnenförmigen Einsenkung verlaufend. Panzer ohne Täfelung, sehr stark, braun gefärbt und rauh durch Besatz mit schmalen Erhöhungen, zwischen denen sich Grübchen befinden.

Ich habe *Kolkwitziella* seither auf weiteren drei Stellen nachweisen können, so daß diese Form bisher also erst in vier verschiedenen Gewässern gefunden wurde. Dieselbe scheint stark zu variieren.

In der Spree bei Köpenick fand sich ein Exemplar, das mit der posener Form gut übereinstimmte. Es handelte sich hier ebenfalls um eine leere Hülle. Da die untersuchte Probe aus den Winter-

monaten stammte, so ist anzunehmen, daß dieses Exemplar nicht in der Spree gelebt hat, sondern aus einem der nahen Seen (Müggelsee?) dorthin geschwemmt wurde. Die Stromrichtung des Wassers würde hierfür sprechen.

Die untersuchte Probe wurde mir freundlichst vom Wasserbauamt in Köpenick zur Verfügung gestellt, wofür ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank sagen will.

Sodann fand ich *Kolkwitziella* in einer Probe aus dem Ukleisee (Holstein) vom April 1918. Es lag auch nur die Hülle vor, ohne Inhalt. Dieselbe stimmte nicht mehr genau mit der posener Form überein, doch konnte ich von der Aufstellung einer neuen Varietät absehen.

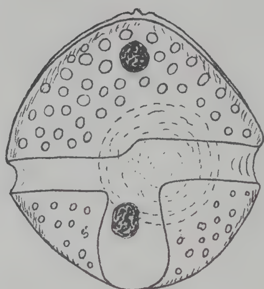
Dieser Fundort ist mir besonders interessant gewesen, weil aus ihm hervorgeht, daß *Kolkwitziella* auch in kleineren Gewässern vorkommt, die unter recht „einseitigen Lebensbedingungen" stehen. Mit diesen Worten charakterisierte den Uklei einer seiner besten Kenner, und er fügte hinzu, daß die Planktonentwicklung in diesem kleinen See in jedem Jahre „überraschend ähnlich" verläuft. Thienemann sagt von ihm folgendes: „Die Dredge bringt aus der Tiefe einen grauschwarzen bis graubraunen, etwas lehmigen Schlamm, der mäßig viel Diatomeen enthält. Steht der Schlamm längere Zeit unter formolhaltigem Wasser, so bildet er an seiner Oberfläche viel Eisenocker."

„Dredgerückstand: Buchenreste, Oligochäten (Tubifex), Corethralarven und Puppen, Cyclops, Dendrocoelum, Chironomidenlarven".

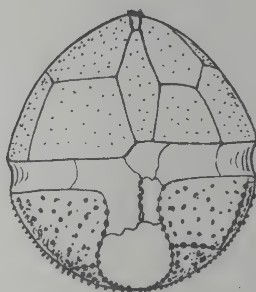
Ich habe den Uklei selber an Ort und Stelle niemals untersucht, halte es aber für möglich, daß er zu den „Humusseen" gehört.

Zuletzt fand ich *Kolkwitziella* in großer Menge im Krakower See in Mecklenburg-Schwerin, und zwar lebend (August 1917). Wegen technischer Schwierigkeiten mußte ich damals von einer sofortigen Publikation meines Fundes Abstand nehmen, doch fügte ich in meiner genannten Peridineenarbeit wenigstens die Worte hinzu: „mit Inhalt erscheint die Zelle dunkel bis schwarz". Da die Form bisher von anderer Seite nicht gefunden wurde, so versuche ich an dieser Stelle nun auch die lebende Zelle im Aquarell in ihrer natürlichen Färbung wiederzugeben. Vielleicht wird hierdurch eine Wiederauffindung erleichtert.

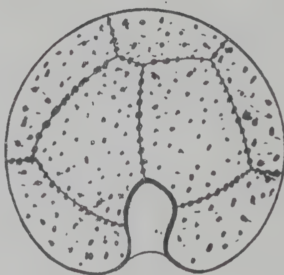
Indessen die Form aus dem Krakower See weicht nun doch von der zuerst gefundenen erheblich ab, so daß ich bis auf weiteres jene als Varietät ansehen möchte.



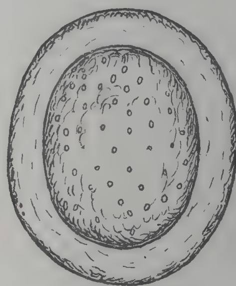
1.



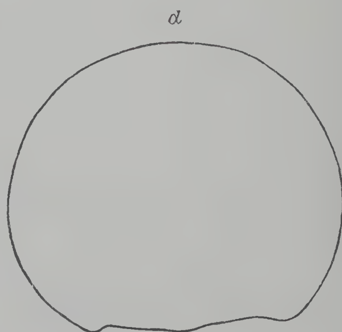
2.



5.



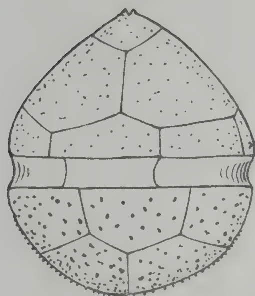
6.



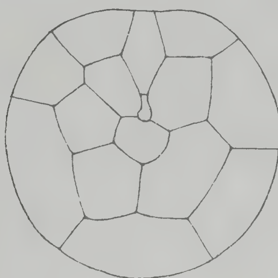
9.

E. Lindemann gez.

Verlag von G



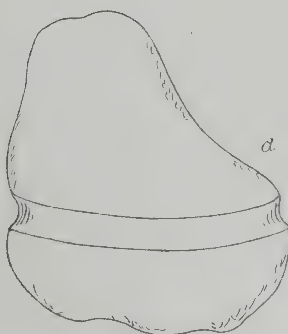
3.



4.



7.



8.



10.

cher in Jena.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

Kolkwitziella salebrosa var. *gibbera* n. var. (Fig. 7—10).

Diese Varietät unterscheidet sich von der Ausgangsform durch eine mächtige, massige dorsale Verbreiterung der Hypovalva, die buckelförmig herausgetrieben ist. Die Var. hat daher von der Seite gesehen die Gestalt eines Fußes; von oben gesehen ist sie nahezu kreisförmig. Die Längsfurche, welche weniger tief eingesenkt ist, endet auf der Hypovalva nicht kreisförmig, sondern sie läuft allmählich am antapikalen Pole aus.

Daß *Kolkwitziella* bisher unbeachtet geblieben ist, beruht wohl auf ihrer fast schwarzen Färbung, die Einzelheiten ihres Körperinhaltes kaum erkennen läßt. Man könnte die Form für einen Stein halten, besonders da auch ihre Oberfläche so uneben ist. Zudem scheint *Kolkwitziella* selten aufzutreten.

Der recht große Krakower See ist in viele Buchten geteilt; er ist mir besonders interessant geworden, weil ich in ihm eine Meeresform fand: *Heterocapsa triquetra* St. Ein Irrtum ist nach wiederholter Untersuchung ausgeschlossen. Entweder kommt *Heterocapsa* eben auch im Süßwasser vor oder der Krakower See hat einen erhöhten Salzgehalt, was ich leider bisher nicht genauer untersuchen konnte. Im letzteren Falle wäre das Auftreten von *Kolkwitziella* ganz außerordentlich bemerkenswert; denn es läge der Gedanke nahe, daß diese Form dem Meere entstammt und sich erst allmählich dem Leben im Süßwasser angepaßt hat.

Tafelerklärung.

Fig. 1. *Peridinium lomnicki* var. *punktulatum* n. var. Lebend. Chromatophoren, der große Kern und zwei rote Öltropfen angedeutet.

Fig. 2. Dasselbe. Ventral.

Fig. 3. Dasselbe. Dorsal.

Fig. 4. Epivalvatäfelung.

Fig. 5. Hypovalvatäfelung.

Fig. 6. In der Kultur gebildete Dauercyste.

Fig. 7. *Kolkwitziella salebrosa* var. *gibbera* n. var. Färbung im lebendigen Zustande. Dorsalansicht: Der herausgetriebene Buckel erscheint besonders dunkel.

Fig. 8. Dieselbe. Von der Seite. (d bedeutet Dorsalseite.)

Fig. 9. Dieselbe. Von oben gesehen. (d bedeutet Dorsalseite, hier befindet sich der Buckel; v bedeutet Ventralseite.)

Fig. 10. Dieselbe. Von unten gesehen.

Sämtliche Figuren sind mit Abbé'schem Zeichenapparat bei Oc. 4, Obj. 7b. von Leitz entworfen worden.

Die Entwicklungsgeschichte von *Sorastrum spinulosum* und die Phylogenie der Protococcales.

Von
Lothar Geitler (Wien).

(Hierzu Tafel 22 und 2 Textfiguren.)

Ein System der Protococcales kann sich nur auf der genauen Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der einzelnen Formen gründen. Nur wenige Gattungen sind bisher besser bekannt. Ursprünglich hatte ich die Absicht, eine größere Zahl von Vertretern der verschiedensten Gruppen zu untersuchen. Da diese Arbeiten in absehbarer Zeit ihrem Abschlusse nicht entgegengehen werden, sei hier eine einzelne Form, *Sorastrum spinulosum* Nägeli, herausgegriffen. Sie ist unter anderem durch das verschiedenartige Verhalten der Pyrenoide bei der Zoosporenbildung interessant, worauf ich weiter unten zurückkommen werde.

Sorastrum vermehrt sich nicht durch Autosporen, wie man lange Zeit geglaubt hat, sondern entwickelt Zoosporen, wie Probst [1]) festgestellt hat. Die Originalarbeit war mir nicht zugänglich und ich ersehe ihren Inhalt nur aus den Worten Oltmanns' [2]): „Über *Sorastrum* liegt bislang nur eine kurze Mitteilung von Probst vor. Danach füllen sich die Zellen mit Reservestoffen, wachsen und liefern dann zahlreiche Zoosporen; diese treten, wieder in eine Gallertblase ein-

---

[1]) Probst, Th.: Über die ungeschlechtliche Vermehrung von *Sorastrum spinulosum* Nägeli. Tätigkeitsber. d. Naturf. Ges. Basel-Land 1911/16. Liestal 1916.

[2]) Oltmanns, E.; Morphologie und Biologie der Algen, 2. Aufl., p. 282.

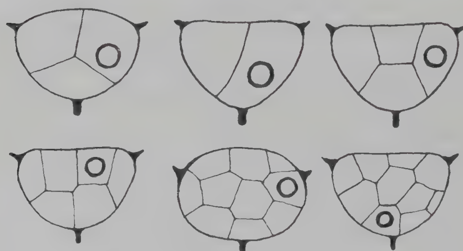
gehüllt, aus der Mutterzelle aus und legen sich dann zu 4, 8, 16 oder 32 mit den farblosen Mundenden zusammen. Diese scheiden alle einen Gallert- bzw. Cellulosestiel aus, während die Zellen selber zur normalen Form heranwachsen." Die Einzelheiten des Vorganges seien im folgenden geschildert. Außer Material vom natürlichen Standort wurde in ausgiebiger Weise Kulturmaterial verwendet. Die Kultur gelingt leicht in Erlemeyerkolben oder auf Agarplatten. Als Nährlösung wurde die Benecke'sche Lösung verwendet.

Die Zelle von *Sorastrum* besitzt prinzipiell den gleichen Bau wie die Zellen von *Pediastrum* oder *Coelastrum* und anderen; die Verhältnisse sind an jungen Zellen am klarsten. Die Zelle ist bipolar, an dem nach außen liegenden Ende liegt ein muldenförmiger Chromatophor, darin ein Pyrenoid, welches an der Außenseite liegt (Taf. 22 Fig. 1 u. 2), im basalen Ende liegt der Kern (Fig. 15). Dem basalen Ende sitzt ein Stiel auf; der Protoplast erstreckt sich in ihn nicht hinein, was besonders an älteren Zellen deutlich zu sehen ist (Fig. 4 u. 5). Die Enden dieser Stiele sind an einer Gallertkugel befestigt, durch die die Zellen in bekannter Weise zu einer Kolonie zusammengehalten werden (Fig. 14). Die regelmäßige Anordnung von Chromatophor, Pyrenoid und Kern geht bald verloren. Manchmal rückt der Chromatophor schon früh auf eine Seite (Fig. 3). Später erfüllt er die ganze Zelle (Fig. 4), wodurch sie ein gleichmäßig grünes Aussehen erhält. Am Rande sieht man als dunklere Stellen den optischen Querschnitt des Chromatophors, der mehr oder weniger ungleichmäßig ist. Dadurch und durch das Auftreten von Assimilaten erscheint an älteren Zellen das ursprüngliche Bild des Chromatophors fast gänzlich verwischt, wie dies auch bei *Pediastrum, Coelastrum* oder *Scenedesmus* der Fall ist. Das Pyrenoid liegt nur selten an seiner ursprünglichen Stelle (Fig. 4), meistens an einem beliebigen Punkt der Zelle (Fig. 5 u. 16); es kann auch das Pyrenoid an die Stelle des Kernes treten und umgekehrt (Fig. 17). Schließlich nimmt das Pyrenoid unregelmäßige Formen an und kann sehr groß werden (Fig. 5); unter Umständen teilt es sich, was aber selten ist. Dieselben Beobachtungen machte Smith[1]) an *Characium Sieboldii* und *Pediastrum Boryanum*. Die äußere Gestalt der Zelle wird mit fortschreitendem Alter plumper und nähert sich — von der Breitseite gesehen — der Kreisform. Die Außenseite ist anfangs konkav (Fig. 1—4) und wird später

[1]) Smith, G. M.: Cytologicalstudies a Protococcales. 1. Zoospora formation in *Characium Sieboldii* A. Br., Cell structure and Zoospore formation in *Pediastrum Boryanum* Menegh. Ann. of Bot. 1916.

konvex (Fig. 5). Noch bevor die Zelle ganz ausgewachsen ist, wird sie mehrkernig (Fig. 18 u. 19). Nun können die Zellen zur Fortpflanzung schreiten. Experimentell läßt sich diese leicht auslösen, wenn man ausgewachsene Zellen in frische Nährlösung bringt. Nach einigen Tagen sieht man dann die ersten Anzeichen der Zoosporenbildung.

Die Fortpflanzung beginnt mit Teilungen des Chromatophors, der in mehrere Stücke, soviel als später Zoosporen entstehen, zerlegt wird. Meist teilt sich der Chromatophor zuerst in zwei Hälften, die dann sukzessive in weitere Stücke zerlegt werden. Textfig. A stellt verschiedene solche Stadien dar. Das Pyrenoid bleibt ungeteilt und liegt an einer beliebigen Stelle. Gleichzeitig beginnt ein Zerklüftungsprozeß des mehrkernigen Plasmas, in der Weise, wie es von *Hydrodictyon*, *Pediastrum*, *Characium* und *Tetraëdron* bekannt ist. Die erste Spalte tritt manchmal in der Mediane auf (Fig. 20), oft treten mehrere unregelmäßige Spalten gleichzeitig auf (Fig. 22 u. 23). In diesem Stadium wird das Pyrenoid aufgelöst, es ist im Leben nicht mehr sichtbar und an Präparaten nicht mehr färbbar. Das Endprodukt dieser Zerklüftung ist eine Anzahl von einkernigen Plasmapartien mit einem Chromatophor, von denen jede zu einer Zoospore wird. Fig. 7—9 stellt den Entwicklungsgang am lebenden Objekt zu verschiedenen Zeiten dar. Fig. 7 zeigt die mehrkernige Zelle mit den einzelnen Chromatophorenplättchen. Nach einiger Zeit sieht man die Zelle anschwellen, die Membran wird schwächer lichtbrechend und scheint etwas zu verschleimen. Die Chromatophoren rücken auseinander und runden sich etwas ab; zwischen ihnen sieht man schaumiges Plasma mit Stärkekörnchen, das ganze Plasma ist in Bewegung begriffen (Fig. 8). Details sind wegen der geringen Größe und der Undurchsichtigkeit des Objektes nicht zu beobachten. Nach einiger Zeit kommt das Plasma zur Ruhe und man sieht jeden Chromatophor von einer gesonderten Plasmamenge umgeben (Fig. 9). Ein Teil des Plasmas mit Stärkekörnern bleibt unverbraucht in der Mutterzelle liegen, die Plasmaportionen stellen die Zoosporen dar. Bei der Beobachtung des ganzen Vorganges unter dem Deckglas



Textfig. A. *Sorestrum spinulosum.* Teilungen vor der Zoosporenbildung.

erlangen sie keine Bewegung und gehen nach ungefähr einer Stunde zugrunde, ohne entleert zu werden, was wohl auf den Sauerstoffmangel infolge des aufliegenden Deckglaseszurückzuführen ist.

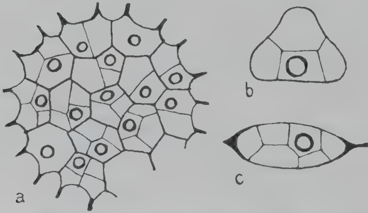
Die Zoosporen lassen sich gut an eben entleerten Zellen beobachten. Sie sind von einer Blase umschlossen und in schwach zitternder Bewegung (Fig. 10), besitzen annähernd kugelige Gestalt und einen muldenförmigen Chromatophor, der an zwei Stellen umgeschlagen ist. Nach einiger Zeit wird die Bewegung langsamer und die Zoosporen legen sich enger aneinander, wobei sie sich abplatten (Fig. 11). Schließlich geben sie ihre Eigenbewegung auf und es dreht sich die ganze Masse gemeinsam um ihren Mittelpunkt. Es ist also eine Vereinigung der Zellen zu einer jungen Kolonie eingetreten. Die Geißeln der Zoosporen sind nicht genau zu beobachten, da sie sich im Mittelpunkt der Zoosporenmasse befinden. Nachdem die Bewegung vollständig aufgehört hat, verschleimt die Gallertblase und es treten die Differenzierungen der vegetativen Zellen auf, d. h. es werden die vier Stacheln und in jeder Zelle ein Pyrenoid gebildet (Fig. 12). Ein jüngeres Stadium ist nach einem gefärbten Präparat in Fig. 13 dargestellt. Wenn man Fig. 11, 12 u. 1 vergleicht, sieht man, wie die Gestalt des Chromatophors der gewöhnlichen vegetativen Zellen zustande kommt.

Die Entleerung der Zoosporen erfolgt offenbar so wie bei *Pediastrum*. Die Mutterzellmembran verschleimt nicht vollständig, sondern entläßt die Zoosporen, in eine Blase eingeschlossen, durch einen Riß der Außenwand. Fig. 13 zeigt eine Kolonie, deren Zellen bis auf eine bereits entleert sind. Die Entwicklung der Zoosporen erfolgt in den Zellen einer Kolonie nicht gleichzeitig, obwohl die Zellen alle das gleiche Alter haben. Oft sieht man an einer Kolonie alle Stadien der Zoosporenentwicklung. Auch die Zahl der gebildeten Zoosporen wechselt. Es kommen 4, 6, 8, 12, 16, maximal 32 (diese hohe Zahl läßt sich nur schätzen) vor. In meinen Kulturen traten fast ausschließlich niedere Zahlen (bis 16) auf.

Man sieht, daß der geschilderte Entwicklungsgang in allen wesentlichen Punkten mit dem von *Pediastrum, Tetraëdron, Characium* und *Hydrodictyon* übereinstimmt. Bei *Coelastrum* habe ich das gleiche gefunden, will aber keine ausführliche Beschreibung davon geben, da mir einige Stadien fehlen, sondern nur auf Fig. 29 hinweisen, die eine ältere vierkernige Zelle von *Coelostrum probiscideum* darstellt. Textfig. Bb zeigt eine solche Zelle mit achtgeteiltem Zellinhalt (nur die eine Hälfte eingezeichnet) und vergleichsweise (Textfigur Ba u. c) zwei Bilder von *Pediastrum* sp. und *Characium* sp.,

die das Übereinstimmende des Vorganges und das Erhaltenbleiben des Pyrenoids zeigen.

Das Charakteristische für alle diese Formen ist, daß die Tochterzellen simultan, durch Zerklüftung des vielkernigen Plasmas entstehen, wobei das ungeteilte Pyrenoid aufgelöst und in den Tochterzellen neu gebildet wird. Es ist von Wichtigkeit, das zu betonen, da es innerhalb der Protococcales auch einen anderen Typus gibt, bei dem die Tochterzellen durch sukzedane Teilungen unter Erhaltenbleiben des Pyrenoids entstehen, ähnlich wie sich die Zoosporen etwa von *Ulothrix* entwickeln. Zu diesem Typus ist z. B. *Chlorella* zu zählen.



Textfig. B. a *Pediastrum* sp., b *Coelostrum probiscideum*, c *Choracium* sp. Teilungen vor der Zoosporenbildung.

Ich halte das Auseinanderhalten dieser beiden Typen für notwendig, wenn man nicht zusammengehörige Formen im System auseinanderreißen will. Im einzelnen läßt sich ein System nach diesen Gesichtspunkten noch nicht aufstellen, da die Entwicklungsgeschichte vieler Formen noch ungenügend bekannt ist. Im allgemeinen aber kann man sagen, daß sich innerhalb der Protococcales ein Typus, der durch **mehrkernige**[1]) Zellen charakterisiert ist (und vielleicht Beziehungen zu den Siphoneen besitzt), von einem anderen Typus, bei dem **niemals**[1]) **mehrkernige** Zellen vorkommen, unterscheiden läßt. Die beiden Typen können in verschiedener Weise modifiziert sein; auf eine solche Modifikation komme ich noch weiter unten zu sprechen. (Außerdem gibt es eine Anzahl isoliert stehender Formen, wie *Protosiphon* oder *Eremosphaera*). Auf diese Weise kommt man zu einer Zweiteilung der Protococcales, die mir viel natürlicher vorkommt als die von BRUNNTHALER[2]) in Zoosporinae und Autosporinae. Es können ja dieselben Formen unter verschiedenen Umständen sowohl Zoo- wie Autosporen

---

[1]) Dies darf nicht mißverstanden werden. Es ist bekannt, daß bei sukzedaner Teilung (z. B. bei *Chlorella*) die Kernteilungen den Zellteilungen ± vorauseilen können, so daß für kurze Zeit mehrkernige Zellen entstehen können. Diese Mehrkernigkeit ist aber nur ein Spezialfall des sukzedanen Teilungstypus. Mehrkernig in dem Sinn, wie ich den Ausdruck hier gebrauche, sind nur Formen, bei denen das vegetative Leben mit einem mehrkernigen Stadium, das unmittelbar nichts mit der Fortpflanzung zu tun hat, abschließt, wenn es auch die Voraussetzung für die (beliebig spät) einsetzende Fortpflanzung ist. Das mehrkernige Stadium ist hier das gewöhnliche; nicht mehrkernige Zellen stellen Jugendstadien dar.

[2]) BRUNNTHALER, J.: Protococcales. in: PASCHER's Süßwasserflora Heft 5.

bilden, wie es z. B. von *Chlorococcum* oder *Cystococcus* bekannt ist. Deshalb hat auch Oltmanns mit Recht die scharfe Scheidung in Zoo- und Autosporinae abgelehnt. Durch diese Scheidung gelangt z. B. *Coelastrum* ganz aus der Nähe der mit ihm nächstverwandten Formen wie *Sorastrum* und *Pediastrum*. Auch die Einteilung von Oltmanns, der mehrere koordinierte Gruppen unterscheidet, reißt zusammengehörige Formen auseinander, weil die Gruppen heterogene Elemente umfassen. So befindet sich in seinen Scenedesmeen *Scenedesmus*, der sich wohl durch simultane Teilungen vermehrt (wenn auch die Verhältnisse wegen der geringen Zahl der Autosporen und der Gesetzmäßigkeit, mit der die Zerklüftung des Plasmas fortschreitet, weniger klar sind) und *Coelastrum* mit typisch simultanen Teilungen zusammen mit *Dictyosphaerium*, das sich wie *Chlorella* fortpflanzt. Meiner Ansicht nach ist die Verwandtschaft von *Scenedesmus* mit *Pediastrum* und Verwandten viel größer als etwa mit *Chlorella*. Ich meine, man muß die Protococcales einmal in die zwei großen Gruppen mit simultaner Teilung (Typus I) und mit sukzedaner Teilung (Typus II) teilen. Soweit unsere Kenntnisse jetzt reichen, gehören zu Typus I folgende Formen: *Tetraëdron*, *Characium*, *Scenedesmus*, *Coelastrum*, *Sorastrum*, *Pediastrum*, *Hydrodictyon*. Überlegt man sich die Unterschiede zwischen diesen Gattungen, so sind sie so gering, daß man vielleicht sogar eine einzige Familie aus ihnen machen könnte. Daß *Tetraëdron* noch keine Kolonien ausbildet, während es *Hydrodictyon* in extremer Weise tut, ist ein natürlicher Entwicklungsgang. Zwischen einer einzelnen *Sorastrum*-Zelle und einem *Characium* ist kein prinzipieller Unterschied vorhanden. Ob *Characium* noch keine Kolonien auszubilden vermag oder diese Fähigkeit verloren hat, läßt sich natürlich nicht entscheiden. Der Bau des Chromatophors, selbst der Zellmembran mit ihren Stacheln (die nicht eine Anpassung an das Planktonleben sein müssen, wie man an *Characium* sieht: *Scenedesmus* stellt einen Übergang dar) und, was das Wichtigste ist, die Fortpflanzung ist bei allen diesen Formen gleich, nur können die Zoosporen zu unbeweglichen Autosporen werden und es kann ihre Zahl wechseln.

Dem Typus II, der also durch sukzedane Teilungen charakterisiert ist, gehören Formen an wie *Chlorococcum*, *Chlorochytrium*, *Cystococcus*, *Chlorella*, *Dictyosphaerium*, vielleicht auch die *Micractinieae*. Eine Gliederung dieser Gruppe ist noch nicht durchzuführen. Die einzelnen Formen scheinen untereinander weniger Ähnlichkeit zu besitzen als die des Typus I.

Es sei nun noch auf ein abnormes Verhalten der Pyrenoide bei der Fortpflanzung hingewiesen, wie ich es bei *Sorastrum* beobachten konnte. Unter normalen Umständen bleibt das Pyrenoid ungeteilt und geht nicht in die Tochterzellen ein, wie dies auch Smith für die von ihm untersuchten Formen immer feststellen konnte. Auch ich habe bei *Sorastrum* lange Zeit nichts anderes beobachtet, bis ich dann in Material, das durch ein halbes Jahr hindurch alle 4 Wochen in frische Nährlösung gebracht worden war und jedesmal Zoosporen gebildet hatte, ein abweichendes Verhalten sah.[1] Bei der letzten Übertragung in frische Nährlösung bildete ein Teil der Zellen auf normale Art Zoosporen, bei dem anderen aber teilte sich das Pyrenoid, wobei es den Teilungen der Chromatophoren etwas vorauseilte. Die Fig. 23—28 zeigen diese Vorgänge und bedürfen wohl keiner näheren Erläuterung.

Mir scheint diese Tatsache von Wichtigkeit, weil sie hinüberleitet zu Formen, die sich nach Typus I entwickeln, aber insofern eine Modifikation darstellen, als bei ihnen das eben geschilderte — für *Sorastrum* abnorme — Verhalten der Pyrenoide konstant geworden ist. Auch diese Formen pflanzen sich durch simultane Teilungen fort, das Pyrenoid teilt sich aber mit dem Chromatophor und in die Tochterzellen eingeht. Eine solche Form stellen die Fig. 30 u. 31 dar. Es handelt sich um eine *Chlorella*-artige Zelle, die sich von *Chlorella* aber durch das Auftreten von vielkernigen Zellen unterscheidet. Fig. 30 zeigt eine dreikernige, Fig. 31 eine mehrkernige Zelle. Die Kerne liegen in der Mitte, die geteilten Chromatophoren, jeder mit einem Pyrenoid, an der Peripherie der Zelle. Ich konnte diese Form in den gebräuchlichen Bestimmungsbüchern nicht finden, vielleicht ist sie bisher als *Chlorella* angesehen worden.[2] Ich führe sie nur als Beispiel dafür an, daß auch diese Art der Fortpflanzung realisiert ist.

Wenn man nach diesen Gesichtspunkten weitere Gattungen der Protococcales untersuchen wird, wird man wohl bald zu größerer Klarheit kommen. Vorläufig müssen die wenigen mitgeteilten Tat-

---

[1]) Daß es sich um eine Abnormität handelte, zeigten die häufigen Mißbildungen der Zellen. Ich sah Zellen mit 3, 5 und 6 Stacheln, *Tetraëdron*-artige Zellen, solche von ganz abnormer Größe usw. Sie war vielleicht durch die üppige Ernährung und die stete Fortpflanzung, die die Zellen nicht zur Ruhe kommen ließ, hervorgerufen.

[2]) Die Zellen sind kugelig, ihr Durchmesser beträgt 12 μ, der Chromatophor ist eine parietale Platte. Sie bilden unregelmäßig Kolonien. Die Fortpflanzung erfolgt durch Autosporen. Gefunden im Moor von Kainisch (Obersteiermark).

sachen genügen. Sie zeigen — meiner Ansicht nach — wenigstens den Weg, auf dem man weiter kommen kann.

Wien, Botanisches Institut der Universität.

Tafelerklärung.

Tafel 22.

Ungefähre Vergrößerung 2000 : 1. Fig. 13, 15—21, 29—31 nach mit Heidenhain's Hämatoxylin gefärbten Balsampräparaten, die übrigen lebend.

Fig. 1—28 *Sorastrum spinulosum.*

Fig. 1—3. Junge Zellen.
Fig. 4. Ältere Zelle.
Fig. 5. Erwachsene Zelle.
Fig. 6. Beginn der Zoosporenbildung.
Fig. 7—9. Entwicklung der Zoosporen.
Fig. 7. (11 Uhr 15 Min.) Plasma in Ruhe.
Fig. 8. (12 Uhr 30 Min.) Plasma in Bewegung.
Fig. 9. (12 Uhr 45 Min.) Fertige Zoosporen, die in diesem Fall keine Bewegung erlangt haben.
Fig. 10. Entleerte Blase mit Zoosporen, die Geißeln nicht eingezeichnet.
Fig. 11. Dieselbe, 10 Min. später.
Fig. 12. Eine junge Kolonie, noch von der Blase umgeben.
Fig. 13. Junge Kolonie vor der Ausbildung der Pyrenoide.
Fig. 14. Eine alte Kolonie, deren Zellen bis auf eine Zoosporen gebildet haben.
Fig. 15—19. Verschieden alte Zellen, die Vermehrung der Kerne zeigend.
Fig. 20—22. Verschiedene Stadien der Zellklüftung.
Fig. 23—28. Abnorme Teilungen des Chromatophors bei der Zoosporenbildung mit Teilungen des Pyrenoids.
Fig. 29. Alte, mehrkernige Zelle von *Coelastrum probiscideum.*
Fig. 30 u. 31. *Chlorella*-artige Protococcacee, junge und alte Zelle.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.



Geitler Verlag von Gustav Fischer in Jena. P. Weise, Lith., Jena.

Archiv für Protistenkunde

Begründet von

Fritz Schaudinn

herausgegeben von

Max Hartmann und **Adolf Pascher**
Berlin Prag

47. Band, Heft 3

Mit 24 Abbildungen im Text und 10 Tafeln



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1924

Alle für die Redaktion bestimmten Sendungen (Manuskripte, Drucksachen usw.) werden entweder an Herrn Prof. Dr. ***M. Hartmann, Berlin-Dahlem,*** *Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, oder an Herrn Prof. Dr.* ***A. Pascher, Prag II,*** *Viničná 3a, erbeten.*

Ausgegeben am 24. April 1924.

Das „Archiv für Protistenkunde" erscheint zwanglos in Heften. Je 3 Hefte bilden einen Band. Jedes Heft wird je nach Umfang einzeln berechnet.

Inhalt.

(Bd. 47, Heft 3)

Vollständig liegt vor:

Anatomischer Bericht

Referierendes Organ für das Gesamtgebiet der Anatomie

Im Auftrage der Anatomischen Gesellschaft

unter Mitwirkung von E. FISCHER-Freiburg i. Br., O. GROSSER-Prag, R. HEISS-München, E. KALLIUS-Heidelberg

herausgegeben von H. VON EGGELING-Breslau

Band 1

16 Hefte. 616 Seiten. gr. 8° 1923

Preis: Gmk 18.—

Seit dem Jahre 1914 hat der von Gustav Schwalbe herausgegebene „Jahresbericht über die Fortschritte der Anatomie und Entwicklungsgeschichte" zu erscheinen aufgehört. Er bildete seit über 40 Jahren ein überaus wichtiges Hilfsmittel für jede Forscherarbeit auf diesen Gebieten, und sein Fehlen wurde um so schmerzlicher empfunden, als auch der langbewährte Jahresbericht der Zoologischen Station zu Neapel nicht fortgesetzt wurde.

Die Anatomische Gesellschaft hat deshalb beschlossen, einen Ersatz zu schaffen durch Herausgabe eines **Berichtes über die neu erscheinenden anatomischen Abhandlungen**, was auch deshalb dringend erforderlich erschien, weil die Beschaffung der Literatur, namentlich der ausländischen, die größten Schwierigkeiten bereitet.

Der Bericht sammelt die seit dem 1. Januar 1922 erschienenen Arbeiten und gibt eine kurze Uebersicht über deren Inhalt, ohne kritische Stellungnahme. Er arbeitet in engster Verbindung mit dem von der Deutschen Zoologischen Gesellschaft herausgegebenen Zoologischen Bericht und tauscht mit ihm Referate aus. Er gliedert sich in 3 Hauptteile: A) Allgemeines. B) Wirbeltiere. C) Mensch. In letzterem werden besonders auch die in klinischen Zeitschriften verstreuten anatomischen Beobachtungen berücksichtigt.

Durch das heftweise Erscheinen wird eine sehr viel raschere Berichterstattung ermöglicht als durch den früheren Jahresbericht. Diesem großen Vorteil gegenüber dürfte die geringere Geschlossenheit in der Darstellung der einzelnen Forschungsgebiete nicht ins Gewicht fallen, zumal durch reiche Gliederung der Anordnung, eine zusammenfassende Inhaltsübersicht und ein Autorenverzeichnis am Schluß jedes Bandes für rasche und leichte Uebersicht Sorge getragen wird.

Der Anatomische Bericht erscheint in zwangloser Folge. 16 Hefte im Gesamtumfange von etwa 40 Bogen bilden einen Band.

Das erste Heft des zweiten Bandes ist bereits erschienen.

Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche

Von

Dr. Johannes Meisenheimer

ord. Professor der Zoologie an der Universität Leipzig

I. Teil: Die natürlichen Beziehungen

Mit 737 Abbild. im Text XIV, 896 S. Lex. 8⁰ 1921 Gmk geb. 33.—

Inhalt: 1. Gameten und Gametocyten. (Die einzelligen Organismen.) 2. Der Gametocytenträger. 3. Der Gametocytenträger zweiter Ordnung. 4. Zwittertum und Getrenntgeschlechtlichkeit. 5. Ueber die Eigenart zwittriger Organismen. 6. Die primitiven Begattungsformen. 7. Die unechten Begattungsorgane (Gonopodien) und ihre Betätigung. 8./9. Die echten Begattungsorgane. a) Vorstufen, Anfänge und primitive Zustände. b) Die komplizierten Zustände.) 10. Die Korrelation zwischen männlichen Begattungsorganen und weiblichen Empfangsorganen. 11. Haftorgane, Greif- und Klammerapparate im Dienste geschlechtlicher Betätigung. 12. Die spezifisch geschlechtlichen Reizorgane mechanischer Art und die Wollustorgane. 13./17. Die Formen der geschlechtlichen Annäherung, die Methoden der Bewerbung und der Gewinnung der Weibchen. a) Der Kontrektationstrieb und die Mittel zu seiner Betätigung. b) Die Vermittelung sexueller Annäherung und Empfindung durch den Tastsinn. c) Die Produktion und Verwendung von Schmeck- und Riechstoffen im Dienste der geschlechtlichen Annäherung. d) Die sexuellen Locktöne. e) Die ornamentalen Sexualcharaktere.) 18. Die sexuellen Waffen. 19. Die Hilfsorgane der Eiablage. 20./21. Die Verwendung des elterlichen Körpers im Dienste der Brutpflege. a) Die Gewährung von Schutz und günstigen Außenbedingungen. b) Die Darbietung des Lebensunterhaltes.) 22. Stufen sexueller Organisationshöhe. 23. Uebertragung spezifischer Geschlechtsmerkmale von Geschlecht zu Geschlecht. 24. Herkunft und Ausbildung peripherer Geschlechtsmerkmale. — Literaturanmerkungen (73 S.) und Autorenverzeichnis hierzu (9 S.) — Sachregister (30 S.).

Band II befindet sich in Vorbereitung.

Biologisches Zentralblatt, 1922, Nr. 7: . . . In welcher geradezu bewunderungswürdigen Weise es M. gelungen ist, den spröden, zum Teil äußerst heterogenen Stoff zu meistern und in eine einheitliche Form zu gießen, zeigt der vorliegende erste Band. Der Verf. hat sich in ihm die Aufgabe gestellt, die äußeren morphologischen Sexualdifferenzierungen aus ihrer natürlichen physiologischen Beanspruchung im Dienst der Sexualität zu verstehen. Das Tatsächliche steht hier im Vordergrund der Betrachtung. Ein zweiter Band soll dann vor allem die großen theoretischen Fragen behandeln . . .

Von der ungeheuren Reichhaltigkeit des Inhalts, von der fabelhaften Belesenheit des Verfassers kann ein Referat natürlich nur einen schwachen Begriff geben. Das Werk ist im besten Sinne des Wortes objektiv. Wo immer es angeht, läßt der Verf. die Tatsachen für sich sprechen, sie sind dann aber so gruppiert, daß aus ihnen innere Logik und Gesetzlichkeit hervorgeht. Zu allen spruchreifen Problemen nimmt M. natürlich seine Stellung. Vielfach gelangt er hierbei, zum Teil auf Grund eigener Forschungen, zu neuen Vorstellungen. — Ganz außerordentlich zu begrüßen ist es, daß auch der Mensch im weiten Maße in den Kreis der Betrachtung gezogen wird. . . .

Die deutsche Wissenschaft kann stolz auf dieses Buch sein. Es wird von dauerndem Werte bleiben, nicht nur als Quellenwerk für ein ungeheures Tatsachenmaterial, das bisher in Tausenden von Spezialarbeiten zerstreut war, sondern auch wegen der Fülle von Problemen und Anregungen zu neuen Forschungen, die es enthält.

Die Ausstattung des Werkes ist nach jeder Richtung, besonders auch in bezug auf die vielen sorgfältig gezeichneten Figuren, die fast ausnahmslos auf Originalquellen zurückgehen, völlig „vorkriegsmäßig", ja geradezu verschwenderisch. . . .

R. W. Hoffmann, Göttingen.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

